Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) von Maßendorf und Niederaichbach aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns

42

Von Manfred Schotz*) Mit 25 Abbildungen

Kurzfassung

Neben Puttenhausen (600 Zähne), Sandelzhausen (365 Zähne) und Schönenberg (361 Zähne) gehört Maßendorf (183 Zähne) mit zu den reichsten Gliriden-Fundstellen in der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands. Die Gliriden-Fauna Maßendorfs umfasst 8 Gattungen mit 11 Arten (Glirudinus cf. minutus, Eomuscardinus cf. sansaniensis, Miodyromys aff. aegercii, Microdyromys complicatus, Microdyromys sp./Glirulus sp., Paraglirulus cf. werenfelsi, Prodryomys satus, Glirulus diremptus, Glirulus cf. minor/cf. lissiensis, Bransatoglis cadeoti, Bransatoglis aff. infralactorensis). In Niederaichbach spielen die Gliriden eine untergeordnete Rolle. Hier sind zwei Arten (Microdyromys complicatus, Prodryomys satus) mit insgesamt 14 Zähnen belegt. Die Untersuchung der Gliriden bestätigt das bisher angenommene MN 5– Alter beider Fundstellen. Die Maßendorfer Zähne sind gegenüber denen aus Niederaichbach und Schönenberg meist progressiver, erreichen aber nicht das Entwicklungsniveau der Sandelzhausener Zähne. Sie stehen jenen aus Puttenhausen sehr nahe.

Abstract

Besides Puttenhausen (600 teeth), Sandelzhausen (365 teeth), and Schönenberg (361 teeth), Maßendorf (183 teeth) is one of the richest glirid sites from the Upper Freshwater Molasse in Southern Germany. Its glirid fauna consists of 8 genera including 11 species (Glirudinus cf. minutus, Eomuscardinus cf. sansaniensis, Miodyromys aff. aegercii, Microdyromys complicatus, Microdyromys sp./Glirulus sp., Paraglirulus cf. werenfelsi, Prodryomys satus, Glirulus diremptus, Glirulus cf. minor/cf. lissiensis, Bransatoglis cadeoti, Bransatoglis aff. infralactorensis). In Niederaichbach 14 molars from 2 species (Microdyromys complicatus, Prodryomys satus) are described. The present study verifies that, as assumed, Niederaichbach and Maßendorf belong to the MN 5 mammal age. The glirids from Maßendorf display a more progressive evolutionary stage than the glirids from Niederaichbach and Schönenberg. They are very similar to the ones from Puttenhausen.

^{*)} Manfred Schötz, Amselweg 7 / Lichtenhaag, 84175 Gerzen. E-mail: manfred.vera@t-online.de

Inhaltsverzeichnis

| 1. | Einleitung | |
|----------|--|-----|
| 2. | Gliridae THOMAS 1897 | |
| 2.1. | Unterfamilie Glirinae THOMAS 1897 | |
| 2.1.1. | Gattung Glirudinus DE BRUIJN 1966 | |
| 2.1.1.1. | Glirudinus cf. minutus Wu 1993 aus Maßendorf | |
| 2.1.2. | Gattung Eomuscardinus Hartenberger 1966 | 106 |
| 2.1.2.1. | Eomuscardinus cf. sansaniensis (LARTET 1851) aus Maßendorf | |
| 2.2. | Unterfamilie Myomiminae DAAMS 1981 | 109 |
| 2.2.1. | Gattung Miodyromys Kretzoi 1943 | 109 |
| 2.2.1.1. | Miodyromys aff. aegercii BAUDELOT 1972 aus Maßendorf | 109 |
| 2.3. | Unterfamilie Dryomyinae DE BRUIJN 1967 | 114 |
| 2.3.1. | Gattung Microdyromys DE BRUIJN 1966 | 114 |
| 2.3.1.1. | Microdyromys complicatus DE BRUIJN 1966 aus Niederaichbach | 114 |
| 2.3.1.2. | Microdyromys complicatus DE BRUIJN 1966 aus Maßendorf | |
| 2.3.1.3. | Microdyromys sp./Glirulus sp. aus Maßendorf | |
| 2.3.2. | Gattung Paraglirulus Engesser 1972 | |
| 2.3.2.1. | Paraglirulus cf. werenfelsi Engesser 1972 aus Maßendorf | |
| 2.3.3. | Gattung Prodryomys MAYR 1979 | |
| 2.3.3.1. | Prodryomys satus MAYR 1979 aus Niederaichbach | |
| 2.3.3.2. | Prodryomys satus MAYR 1979 aus Maßendorf | |
| 2.3.4. | Gattung Glirulus THOMAS 1905 | |
| 2.3.4.1. | Glirulus diremptus (MAYR 1979) aus Maßendorf | |
| 2.3.4.2. | Glirulus cf. minor Wu 1993/cf. lissiensis Hugueney & Mein 1965 | |
| | aus Maßendorf | 126 |
| 2.3.5. | Gattung Bransatoglis Hugueney 1967 | |
| 2.3.5.1. | Bransatoglis cadeoti Bulot 1978 aus Maßendorf | |
| 2.3.5.2. | Bransatoglis aff. infralactorensis (BAUDELOT & COLLIER 1982) aus Maßendorf | |
| 3. | Diskussion | |
| 3.1. | Vergleich der Fundstellen | |
| 3.2. | Ökologie der Fundstellen | |
| 3.3. | Altersstellung der Fundstellen | |
| 4. | Literaturverzeichnis | |

1. Einleitung

Die Reihe der Veröffentlichungen über die niederbayerischen Molasse-Fundstellen Niederaichbach und Maßendorf (Gregor 1982a, 1982b, 1983; Mohr 1983; Unger 1983, 1985; Schleich 1984, 1994; Schötz 1979, 1980, 1981, 1983, 1985, 1988, 1989, 1993; Spitzlberger 1986) wird nach einer langen Pause mit der Beschreibung der Gliriden fortgesetzt. In letzter Zeit haben bei Veröffentlichungen über miozäne Kleinsäuger neben den Cricetiden vor allem die Gliriden eine zunehmende Beachtung gefunden. Das dürfte darauf zurückzuführen sein, dass an vielen Fundstellen der OSM neben Cricetiden vor allem Gliridenzähne am häufigsten aufgefunden werden und dass sich diese Zähne teilweise recht gut für biostratigraphische Aussagen eignen. Dabei zeigte sich, dass viele Fragen über Phylogenie, Taxonomie und Systematik der Gliriden noch ungelöst sind. Nur die Bearbeitung und Veröffentlichung neuer stratifizierter Gliridenfaunen kann einige der zahlreich vorhandenen Probleme in dieser Familie einer weiteren Klärung näherbringen.

Die Gliriden sind eine nicht leicht zu bearbeitende Kleinsäuger-Gruppe. Einerseits lassen sich bei einigen Gliriden-Arten über lange Zeiträume keine allzugroßen Veränderungen erkennen, andererseits ist die Abweichung in Morphologie und Größe innerhalb einer Art aber oft beträchtlich. Hinzu kommt, dass zahlreiche Arten bisher nur anhand weniger Zähne aufgestellt wurden, sodass ihre metrische und morphologische Variabilität nicht bekannt ist. Außerdem stellen die oft nur geringen Unterschiede in der sehr gleichförmigen Zahn-Morphologie jeden Bearbeiter vor eine schwere Aufgabe. Vor allem bei den unteren Backenzähnen war eine eindeutige Art- oder Gattungs-Zuordnung manchmal problematisch. Da das Material ausschließlich aus isolierten Einzelzähnen bestand, traten teilweise auch bei der Zuordnung der Zahnposition Schwierigkeiten auf.

Die Zähne wurden an einem Wild-Stereomikroskop mit einem Okularmikrometer vermessen und vom Verfasser mit Hilfe eines Zeichenspiegels abgebildet. Ich habe versucht, fast alle Zähne abzubilden (die rechten stets invers) und ihre Maße anzugeben. Damit wird ein Vergleich mit Gliriden aus anderen Fundstellen aber auch eine Überprüfung der Ergebnisse ermöglicht. Zur Nomenklatur der Zahnkronenelemente siehe vor allem Wu (1993: Abb 1.). Die Maße (Länge × Breite) werden in mm angegeben. Zugleich wird, soweit möglich, in den Tabellen auch die Zahl der Wurzeln (z. B. 2W) vermerkt.

Für die Durchsicht meiner Zahnzeichnungen und wertvolle Hinweise zur Bestimmung, möchte ich mich bei Herrn Dr. Bolliger recht herzlich bedanken. Bedanken möchte ich mich ferner bei Herrn Prof. Dr. Fahlbusch und Herrn Prof. Dr. Heißig für die kritische Durchsicht und die Aufnahme meines Manuskripts in die Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie u. Geologie. Das Material wird künftig in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München unter der Sammlungsnr. 1980 IX aufbewahrt.

2. Gliridae Thomas 1897

2.1. Unterfamilie Glirinae THOMAS 1897

2.1.1. Gattung Glirudinus DE BRUIJN 1966

2.1.1.1. Glirudinus cf. minutus WU 1993 aus Maßendorf

3 Zähne <u>1 unterer Backenzahn</u> 1147 M, li. 0.96x0. 94

2 obere Backenzähne

1253 P⁴ li. 0.67x0.86

1254 M¹ re.

1.06x1.18







1 mm

Abb. 1: Glirudinus cf. minutus aus Maßendorf (1. P4 Nr.1253; 2. M1 Nr.1254; 3. M3 Nr.1147)

Der Größe nach könnten die Zähne auch zu G. gracilis, G. modestus oder G. undosus passen. Wegen ihres Zahnmusters ordne ich den M¹ und den M₃, mit Vorbehalt auch den P⁴, jedoch G. minutus zu.

Von G. undosus, G. modestus aber auch G. gracilis, unterscheiden sie sich:

- 1. durch das häufigere Auftreten von Zusatzgraten, beim M¹ vor allem im Bereich Anteroloph und Protoloph sowie Metaloph und Posteroloph.
- 2. durch die mehr oder weniger stark eingebuchteten Labial- bzw. Lingualseiten der Zähne.

Die Art *G. minutus* wurde von Wu (1993) an Hand von Zähnen aus den Spaltenfüllungen von Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 (MN 4) aufgestellt. Sie erwähnt, dass auch die von Engesser (1972) aus Sansan (MN 6) und Anwil (MN 7/8) beschriebenen *G. cf. gracilis-*Zähne morphologisch und größenmäßig ausgezeichnet mit der neuen Art *G. minutus* übereinstimmen und dass diese späten Formen von *G. minutus* abstammen dürften. In diese Entwicklungsreihe passen vermutlich auch die 3 Zähne aus Maßendorf.

2.1.2. Gattung Eomuscardinus HARTENBERGER 1966

Die bisher reichste *Eomuscardinus*-Population aus der süddeutschen Molasse stammt aus Puttenhausen (50 Zähne). Nach Wu (1990) zeigen die Zähne aus Puttenhausen "einige primitivere Merkmale" als die Nominatart. Sie bezeichnet diese Form aus Puttenhausen daher *E. aff. sansaniensis*. Da aber schon die jüngeren Populationen von *Eomuscardinus* aus dem Bereich MN 7–8 so bezeichnet werden, ist es, um eine Verwechslung mit den jüngeren Formen auszuschließen, wohl sinnvoller, die älteren Formen aus dem Bereich MN 4–5 *E. cf. sansaniensis* zu benennen, wie Engesser, Matter & Weidmann (1981) das mit einem Zahnfragment aus Vermes 1 bereits gemacht haben.

2.1.2.1. Eomuscardinus cf. sansaniensis (LARTET 1851) aus Maßendorf

17 Zähne von mindestens 4 Individuen:

| 11 untere Backenzähne | | | <u>6 o</u> | 6 obere Backenzähne | | | |
|-----------------------|--------------------|-----------|------------|---------------------|----------------------|--------------------|----|
| 1209 | P, re. | 0.74x0.72 | | | | | |
| 1210 | M, li. | ? x0.89 | 2W | 120 | 2 M¹ li. | 1.14x1.21 | |
| 1211 | M re. | 1.06x1.18 | | 120 | 3 M ¹ re. | 1.01x1.06 | 3W |
| 1212 | M re. | 1.03x0.91 | 2W | | | | |
| 1213 | M re. | 1.08x1.00 | | | | | |
| 1214 | M, re. | 1.03x1.00 | 2W | | | | |
| 1215 | M, li. | 1.08x1.09 | | 120 | 4 M² li. | 1.10x1.30 | |
| 1216 | M ₂ li. | 1.06x1.02 | 2W | 120 | 5 M² li. | 1.06x1.18 | 3W |
| 1217 | M ₂ re. | 1.13x1.08 | | 120 | 6 M ² re. | 1.08x1.27 | 3W |
| 1218 | M, re. | 1.03x1.01 | | 120 | 7 M² re. | 0.94×1.15 | |
| 1219 | M, li. | 0.89x0.84 | | | | | |

Die Zähne aus Maßendorf, mit ihren absolut ebenen Kauflächen und den vielen Zwischengraten, stehen in Größe und Morphologie *E. sansaniensis* aus der Typlokalität Sansan (MN 6) nahe. Beim Vergleich der *Eomuscardinus*-Population aus Maßendorf mit der Beschreibung und den Abbildungen der zeitlich nahestehenden Population aus Puttenhausen (Wu 1990) sind mir keine wirklich gravierenden Unterschiede aufgefallen, die eine zeitliche Differenzierung zwischen diesen beiden Populationen rechtfertigen könnten.

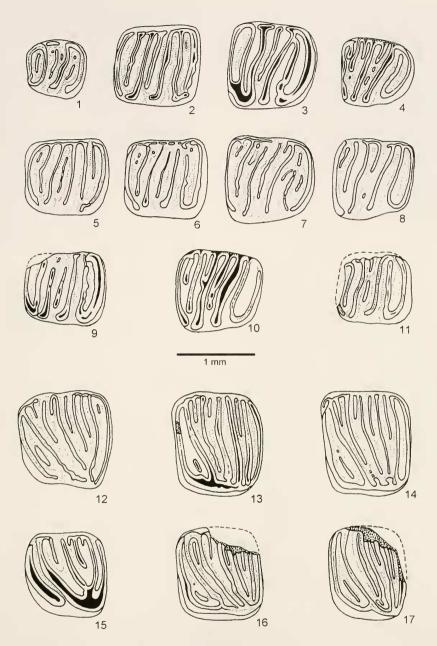


Abb. 2: Eomuscardinus cf. sansaniensis aus Maßendorf; untere und obere Backenzähne (1. $\rm P_4$ Nr.1209; 2. $\rm M_1$ Nr.1213; 3. $\rm M_2$ Nr.1215; 4. $\rm M_3$ Nr.1219; 5. $\rm M_1$ Nr.1211; 6. $\rm M_1$ Nr.1214; 7. $\rm M_2$ Nr.1217; 8. $\rm M_2$ Nr.1218; 9. $\rm M_1$ Nr.1212; 10. $\rm M_2$ Nr.1216; 11. $\rm M_1$ Nr.1210; 12. $\rm M^1$ Nr.1202; 13. $\rm M^2$ Nr.1206; 14. $\rm M^2$ Nr.1204; 15. $\rm M^1$ Nr.1203; 16. $\rm M^2$ Nr.1205; 17. $\rm M^2$ Nr.1207)

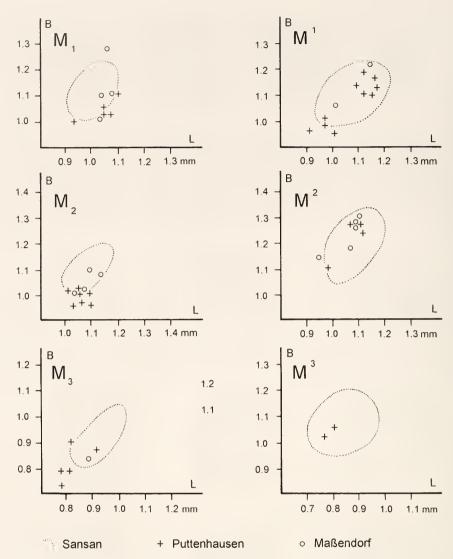


Abb. 3: L/B-Diagramme der Molaren von *Eomuscardinus sansaniensis* aus Sansan, Puttenhausen (nach Wu 1990; Abb. 7) und Maßendorf.

Wu (1990, 1993) hält die *Eomuscardinus*-Zähne aus Petersbuch 2 (MN 4a) für "weniger fortschrittlich" sowie die zwei M₂ (825, 826) aus Forsthart (MN 4b) für "primitiver", die Molaren aus Eitensheim und Vermes 1 (MN 5) jedoch für "moderner" als die Puttenhausener Form. Ich kann aber aus den Beschreibungen und Abbildungen keine allzugroßen Unterschiede erkennen. Daher würde ich all diese Formen vorerst *E. cf. sansaniensis* zuordnen.

2.2. Unterfamilie Myomiminae DAAMS 1981

2.2.1. Gattung Miodyromys Kretzoi 1943

Bei dieser Gattung sind viele nomenklatorische Probleme sowie Fragen zur Entwicklung einzelner Arten vorerst noch ungelöst (siehe Wu 1993). BAUDELOT (1972) hat für Gliriden-Zähne aus Sansan erstmals die Art *Miodyromys aegercii* aufgestellt. Aus Süddeutschland wurden von MAYR (1979) aus zahlreichen Fundstellen von MN 5 bis MN 8 (Schönenberg, Sandelzhausen, Goldberg, Steinberg, Kleineisenbach, Aumeister) Zähne dieser Art zugeordnet. Zwei Molaren aus Forsthart (MN 4 b) repräsentieren nach Ziegler & Fahlbusch (1986) einen frühen Vertreter von *M. aegercii* in der Molasse. Engesser, Matter & Weidmann (1981) haben die gegenüber Sansan, La Grive und Anwil deutlich kleineren Zähne aus Vermes (MN 5) *M.* aff. *aegercii* benannt. Diese Bezeichnung für kleinere Molaren aus älteren Populationen scheint Wu (1990) bei der Beschreibung der Gliriden-Fauna aus Puttenhausen übernommen zu haben. Die Maßendorfer *Miodyromys*-Zähne lassen sich in Größe und Morphologie damit gut vergleichen und werden daher diesen zugeordnet.

2.2.1.1. Miodyromys aff. aegercii BAUDELOT 1972 aus Maßendorf

25 Zähne von mindestens 5 Individuen

| 25 Za | hne von i | nindestens 5 I | ndividuen | | | | |
|-------|--------------------|----------------|-----------|----------------|--------------------|---------------|----|
| 16 un | tere Back | <u>enzähne</u> | | <u>9 obe</u> : | re Backer | <u>ızähne</u> | |
| 1260 | P ₄ li. | 0.89x0.85 | | 1276 | P+ li. | 0.78x1.01 | 3W |
| | , | | | 1277 | P ⁺ li. | 0.84x1.01 | 3W |
| 1261 | M ₁ re. | 1.25x1.07 | | 1278 | M¹ li. | 1.20x ? | |
| 1262 | M_1 re. | 1.27x1.10 | | 1279 | M¹ re. | 1.22x ? | |
| 1263 | M ₁ re. | 1.27x1.20 | | 1280 | M¹ re. | 1.28x1.44 | |
| 1264 | M ₁ re. | 1.27x1.25 | | | | | |
| 1265 | M re. | 1.37x1.18 | | | | | |
| 1266 | M, li. | 1.25x1.25 | | 1281 | M² li. | 1.19x1.44 | |
| | | 1.32x1.25 | | 1282 | M² re. | 1.20x1.37 | |
| | | 1.31x1.30 | | 1283 | M² re. | 1.15x1.36 | |
| 1269 | M, li. | 1.32x1.27 | | | | | |
| 1270 | M, re. | 1.22x1.20 | 3W | | | | |
| 1271 | M, re. | 1.25x1.20 | | | | | |
| 1272 | M, re. | 1.26x1.27 | 3W | | | | |
| 1273 | M, re. | 1.27x1.27 | | | | | |
| 1274 | M, re. | 1.18x1.15 | | 1284 | M³ li. | 0.89x1.20 | 3W |
| 1275 | M, re. | 1.19x1.28 | | | | | |
| | | | | | | | |

Sowohl Mayr (1979), als auch Wu (1990) und Kalin & Engesser (2001) konnten zeigen, dass sich diese Art bei genügend Fundmaterial für stratigrafische Aussagen eignet. Nach Kälin & Engesser (2001: 28 und Abb. 27) erfährt *M. aegercii* "in der Schweizer Oberen Süßwassermolasse eine deutliche Grössenzunahme". Wenn man die Durchschnittswerte der Populationen aus Puttenhausen und Maßendorf in dieses Längen-Breiten-Diagramm verschiedener *Miodyroms aegercii*-Formen aus der Schweizer Molasse einfügt, erkennt man deutlich, dass sie *M.* aff. *aegercii* aus Vermes 1 und 2 (MN 5) ganz nahe stehen und sich in der Größe deutlich von den jüngeren Zähnen aus dem Bereich MN 6-9 unterscheiden (Abb. 4). Sollte die Zuordnung von Ziegler & Fahlbusch (1986: 35) stimmen, würden dem allerdings die Größe der beiden Zähne aus Forsthart widersprechen, die nach den Autoren einen frühen Vertreter von *M. aegercii* repräsentieren.

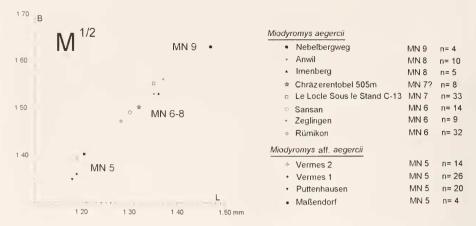


Abb. 4: L/B-Diagramm mit Durchschnittswerten der M^{1/2} verschiedener *Miodyromys aegercii*-Formen (nach Kalin & Engesser 2001: Abb. 27).

MAYR (1979) spaltet die *Miodyromys*-Population aus Schönenberg artlich in den kleineren *M. hamadryas hamadryas* und den größeren *M. aegercii* auf. Wu (1990) hat die *Miodyromys*-Zähne aus Schönenberg erneut untersucht und hält sie insgesamt für eine einheitliche Population. Sie glaubt anhand der süddeutschen *Miodyromys*-Populationen aus dem Bereich MN 5 eine zeitliche Reihenfolge der Fundstellen Schönenberg – Puttenhausen – Sandelzhausen deutlich erkennen zu können. Ich möchte im Nachfolgenden aufzeigen, wie die Fundstelle Maßendorf einzustufen ist.

Nach Wu (1990) ist im Bereich der MN 5-Fundstellen Schönenberg, Puttenhausen und Sandelzhausen die Entwicklung von *M. aegercii* an folgenden Merkmalen ersichtlich:

- 1. Die L/B-Maße der Zähne nehmen allmählich an Größe zu.
- 2. Die Tendenz Zusatzgrate zu entwickeln steigt:
 - a) An den P, tritt vermehrt ein Centrolophid sowie ein hinterer Zusatzgrat auf.
 - b) Zusatzgrate zwischen Anterolophid und Metalophid sowie Centrolophid und Mesolophid nehmen zu.
 - c) Die Zusatzgrate an den M^{1/2} werden insgesamt mehr.
 - d) Ein Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph tritt erst in Sandelzhausen auf.
 - e) Auch verdoppelte oder verdreifachte Zusatzgrate findet man erst ab Sandelzhausen.
 - f) An den P+ von Sandelzhausen ist ein vorderer Centroloph häufiger anzutreffen.
- 3. Man findet zunehmend mehr dreiwurzelige M₁.

Betrachtet man das Zahnmaterial aus Maßendorf so fällt zunächst auf, dass diese Zähne in der Entwicklungshöhe denen aus Schönenberg und Puttenhausen wesentlich näher stehen als jenen aus Sandelzhausen:

- 1. Sie sind im Durchschnitt kleiner als die Zähne aus Sandelzhausen und entsprechen in der Größe am besten der Population aus Puttenhausen.
- 2. Die Zähne zeigen wesentlich weniger Zusatzgrate als in Sandelzhausen.
- 3. An allen sechs M^{1/2} ist kein Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph vorhanden.
- 4. Man findet an den Maßendorfer Zähnen keine verdoppelten oder verdreifachten Zusatzgrate.

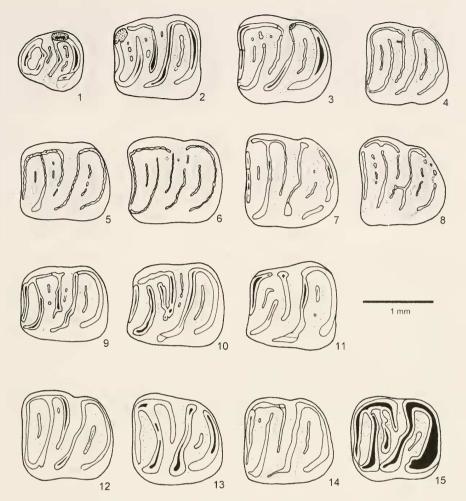


Abb. 5: *Miodyromys* aff. *aegercii* aus Maßendorf; untere Backenzähne (1. P_4 Nr.1260; 2. M_1 Nr.1263; 3. M_2 Nr.1269; 4. M_3 Nr.1274; 5. M_1 Nr.1262; 6. M_2 Nr.1267; 7. M_2 Nr.1268; 8. M_3 Nr.1275; 9. M_1 Nr.1261; 10. M_1 Nr.1265; 11. M_1 Nr.1264; 12. M_2 Nr.1273; 13. M_2 Nr.1272; 14. M_2 Nr.1271; 15. M_2 Nr.1270)

- 5. Die zwei P⁺ gleichen vollkommen dem bei Wu Wenyu (1990: Abb. 6, 12) abgebildeten Zahn aus Puttenhausen.
- 6. Über die Zahl der Wurzeln lassen sich bei den Maßendorfer M₁ keine Aussagen machen. Versucht man die Maßendorfer Zähne mit dem Schönenberger und Puttenhausener Material zu vergleichen, ist das schon schwieriger:
- 1. Die Maßendorfer Molaren liegen im oberen L/B-Bereich aller *Miodyromys-*Zähne aus Schönenberg und entsprechen recht gut den Zähnen aus Puttenhausen (Abb. 7 u. 8), übertreffen jedoch den M^{1/2}-Durchschnittswert (Abb. 4) dieser Zähne.
- 2.. Die Maßendorfer Molaren besitzen weniger Zusatzgrate als die Puttenhausener Zähne, manchmal werden sogar die Prozentwerte der Schönenberger Population unterschritten:

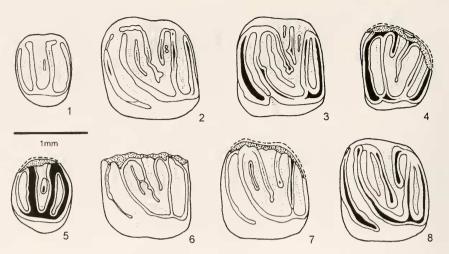


Abb. 6: Miodyromys aff. aegercii aus Maßendorf; obere Backenzähne (1. P⁴ Nr.1276; 2. M¹ Nr.1280; 3. M² Nr.1282; 4. M³ Nr.1284; 5. P⁴ Nr.1277; 6. M¹ Nr.1279; 7. M² Nr.1283; 8. M² Nr.1281)

- a) Nur 3 von 7 M, aus Maßendorf besitzen einen oft nur noch reliktartig vorhandenen Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid. (Zum Vergleich: Maßendorf 43 %, Schönenberg 72 %, Puttenhausen 80%)
- b) Nur bei 2 von 7 M₂ aus Maßendorf lässt sich noch ein Relikt eines Zusatzgrates zwischen Centrolophid und Mesolophid feststellen. (Zum Vergleich: Maßendorf 29 %, Schönenberg 28 %, Puttenhausen 70 %)
- c) An allen 3 M¹ aus Maßendorf sind zwischen vorderem und hinterem Centroloph sowie zwischen hinterem Centroloph und Metaloph keine Zusatzgrate vorhanden. (Zum Vergleich: Maßendorf 0 %, Schönenberg 15 %, Puttenhausen 43 %)

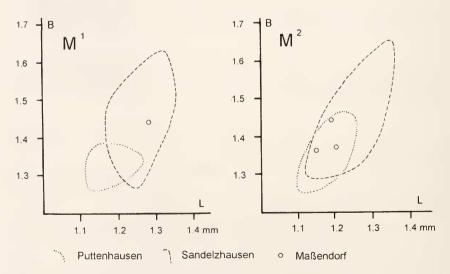


Abb. 7: L/B-Diagramme der oberen Molaren von *Miodyromys* aff. *aegercii* aus Puttenhausen, Sandelzhausen (WU 1990: Abb. 4) und Maßendorf.

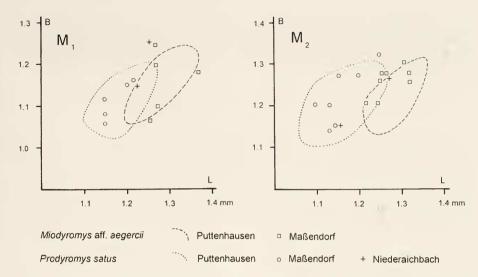


Abb. 8: Vergleich der L/B-Diagramme der unteren Molaren von *Miodyromys* aff. *aegercii* mit den entsprechenden Zähnen von *Prodryomys satus* aus Puttenhausen, Maßendorf und Niederaichbach.

d) Bei allen 3 M² aus Maßendorf fehlt zwischen hinterem Centroloph und Metaloph ein Zusatzgrat. (Zum Vergleich: Maßendorf 0 %, Schönenberg 80 %, Puttenhausen 87,5 %)

Die Tendenz, dass die Puttenhausener, ja manchmal sogar die Schönenberger Zähne in diesem Merkmal progressiver zu sein scheinen, darf bei dem geringen Zahnmaterial aus Maßendorf nicht überbewertet werden. Ob daraus stratigrafische Konsequenzen gezogen werden dürfen, ist vorerst fraglich, da es andererseits auch Hinweise gibt, die auf eine jüngere Einstufung Maßendorfs hindeuten.

Die Häufigkeit der Zusatzgrate (nach Wu 1990: 79)

| | Fundstelle | N | Zusatzgrate: 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
|------------------|---------------|----|----------------|-------|------|------|------|
| \mathbf{M}_{1} | Sandelzhausen | 38 | - | - | - | 26 % | 74 % |
| | Puttenhausen | 10 | - | - | - | 70 % | 30 % |
| | Maßendorf | 4 | - | _ | 20 % | 40 % | 40 % |
| | Schönenberg | 39 | - | 5 % | 31 % | 59 % | 5 % |
| \mathbf{M}_{2} | Sandelzhausen | 36 | - | 3 % | 6 % | 22 % | 69 % |
| | Puttenhausen | 10 | - | - | 10 % | 40 % | 50 % |
| | Maßendorf | 7 | - | 14 % | 57 % | 29 % | - |
| | Schönenberg | 25 | - | 24 % | 28 % | 28 % | 20 % |
| \mathbf{M}^{1} | Sandelzhausen | 35 | - | 20 % | 34 % | 34 % | 12 % |
| | Puttenhausen | 7 | - | 57 % | 14 % | 29 % | - |
| | Maßendorf | 3 | - | 100 % | _ | - | - |
| | Schönenberg | 34 | 6 % | 47 % | 35 % | 6 % | 6 % |
| \mathbf{M}^2 | Sandelzhausen | 34 | - | 9 % | 15 % | 47 % | 29 % |
| | Puttenhausen | 16 | - | - | 25 % | 75 % | - |
| | Maßendorf | 3 | 33 % | 33 % | - | 33 % | - |
| | Schönenberg | 41 | - | 17 % | 29 % | 54 % | - |

Die Zuordnung einiger Maßendorfer M₂ zu *Miodyromys* aff. *aegercii* oder *Prodryomys satus* bleibt teilweise problematisch, da sich die Molaren der beiden Arten morphologisch nur wenig unterscheiden (siehe Abb. 5 und Abb. 17), sie aber auch metrisch nicht immer einwandfrei zu trennen sind (siehe Abb. 8).

2.3. Unterfamilie Dryomyinae DE BRUIJN 1967

2.3.1. Gattung Microdyromys DE BRUIJN 1966

Die Zähne aus Niederaichbach und Maßendorf entsprechen in Dimension und Morphologie ganz den als *M. miocaenicus* beschriebenen Molaren aus den benachbarten süddeutschen Fundstellen Schönenberg, Puttenhausen und Sandelzhausen, die wie Maßendorf zeitlich in MN 5 eingestuft werden. Nach Wu (1993: 92) konnte DAAMS (1981: 11) zeigen, dass *M. miocaenicus* BAUDELOT nur ein jüngeres Synonym von *M. complicatus* DE BRUIJN ist. Wenn man dieser Feststellung folgt, müssen all diese Funde jetzt *M. complicatus* genannt werden.

2.3.1.1. Microdyromys complicatus DE BRUIJN 1966 aus Niederaichbach

5 Zähne von mindestens 2 Individuen

| 3 untere Backenzähne | | <u> 20 ob</u> | ere Backe | <u>enzähne</u> |
|----------------------|--------------|---------------|-----------|--------------------|
| | | 1165 | P* li. | 0.82×0.92 |
| 1159 M, re | e. 1.03x0.90 | 1163 | M^1 | 0.92x1.06 |
| | e. 1.06x0.97 | | | |
| 1 | . 0.96x0.91 | | | |

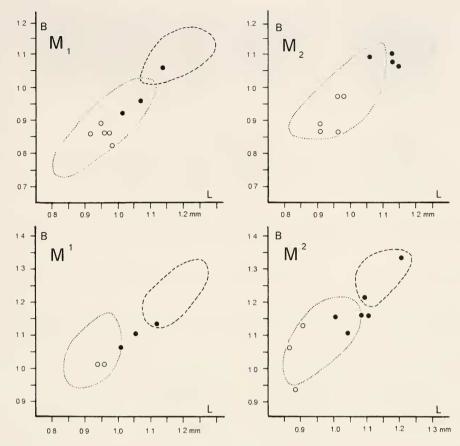
2.3.1.2. Microdyromys complicatus DE BRUIJN 1966 aus Maßendorf

20 Zähne von mindestens 3 Individuen

| <u>13 uni</u> | tere Back | <u>enzähne</u> | | <u>7 c</u> | <u>bere Backer</u> | <u>ızähne</u> | |
|---------------|-----------|--------------------|----|------------|-----------------------|--------------------|----|
| 1313 | P. li. | 0.74x0.67 | | 132 | 23 P ⁴ re. | 0.62x0.78 | |
| 1314 | M, li. | 0.97x0.86 | | 132 | 24 M¹ li. | 0.94x1.01 | |
| 1315 | M_1 li. | 0.98x0.82 | 2W | 13. | 25 M¹ li. | 0.96x1.01 | |
| 1316 | M re. | 0.92×0.86 | | | | | |
| 1317 | M re. | 0.95×0.89 | | | | | |
| 1318 | M re. | 0.97x0.86 | | | | | |
| 1319 | M, li. | 0.91x0.86 | 2W | 132 | 26 M² li. | 0.86×1.06 | 3W |
| 1320 | M, li. | 0.91x0.89 | | 132 | 27 M² li. | 0.90x1.13 | 3W |
| 1321 | M, re. | 0.96x0.86 | 2W | 132 | 28 M² re. | 0.88x0.94 | 3W |
| 1257 | M, re. | 0.96×0.97 | | | | | |
| 1258 | M, re. | 0.98x0.97 | | | | | |
| 1322 | M, re. | 0.84×0.86 | 2W | 132 | 29 M³ li. | 0.82×0.91 | 3W |
| 1259 | M_3 li. | 0.88×0.89 | | | | | |
| | | | | | | | |

Vor allem MAYR (1979) und WU (1990) haben die Entwicklung dieser Zähne von den älteren zu den jüngeren Fundstellen Süddeutschlands eingehend untersucht. Der Vergleich der Zusatzgrate an den Zähnen von Puttenhausen mit jenen der stratigraphisch am nächsten stehenden Fundstellen Schönenberg und Sandelzhausen ergab nach WU (1990: 74, 75) folgendes:

1. Zusatzgrate an den oberen Molaren im Bereich Anteroloph und Protoloph, vorderer und hinterer Centroloph sowie Metaloph und Posteroloph findet man erst in den Populationen von Puttenhausen und Sandelzhausen.



- Microdyromys complicatus aus Sandelzhausen und Puttenhausen
- Paraglirulus werenfelsi aus Anwil
- o Microdyromys complicatus aus Maßendorf
- · Paraglirulus cf. werenfelsi aus Maßendorf

Abb. 9: Vergleich der L/B-Diagramme von Microdyromys complicatus aus Sandelzhausen, Puttenhausen und Maßendorf mit Paraglirulus cf. werenfelsi aus Anwil und Maßendorf.

- Zusatzgrate an den unteren Molaren im Bereich Metalophid und Centrolophid sowie Centrolophid und Mesolophid treten in Puttenhausen und Sandelzhausen prozentual deutlich häufiger auf.
- 3. Erst in den Populationen von Puttenhausen und Sandelzhausen findet man verdoppelte Zusatzgrate im vorderen und hinteren Bereich der unteren Molaren.

Wu (1990) folgerte daraus, dass die Populationen von Puttenhausen und Sandelzhausen sich in der Entwicklungshöhe weitgehend gleichen aber progressiver sind als die aus Schönenberg.

Die wenigen Molaren aus Niederaichbach entsprechen, was die Zahl der Zusatzgrate anbetrifft, der Population aus Schönenberg:

1. Dem M¹ aus Niederaichbach fehlen im Bereich Anteroloph und Protoloph, vorderer und hinterer Centroloph sowie Metaloph und Posteroloph die Zusatzgrate.

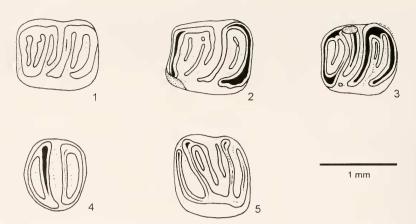


Abb. 10: Microdyromys complicatus aus Niederaichbach; untere und obere Backenzähne (1. M, Nr.1159; 2. M, Nr.1161; 3. M, Nr.1160; 4. P4 Nr.1165; 5. M1 Nr.1163)

2. An den 3 M_{1-2} treten zwischen Metalophid und Centrolophid sowie Centrolophid und Mesolophid keine Zusatzgrate auf.

Allerdings zeigt der einzige M₂ aus Niederaichbach zwischen Mesolophid und Posterolophid zwei Zusatzgrate. Solche findet man an keinem der acht Molaren aus Schönenberg.

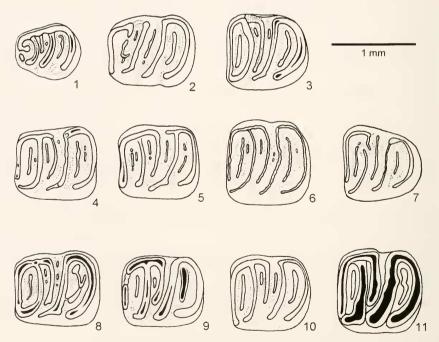


Abb. 11: Microdyromys complicatus aus Maßendorf; untere Backenzähne (1. P_4 Nr.1313; 2. M_1 Nr.1315; 3. M_2 Nr.1319; 4. M_1 Nr.1318; 5. M_1 Nr.1316; 6. M_2 Nr.1257; 7. M_3 Nr.1259 8. M_1 Nr.1314; 9. M_2 Nr.1321; 10. M_2 Nr.1320; 11. M_2 Nr.1258)

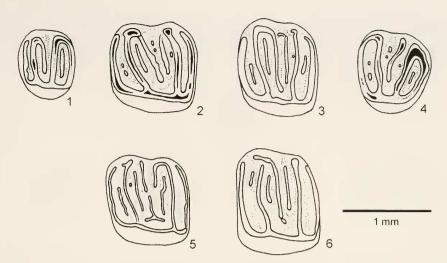


Abb. 12: *Microdyromys complicatus* aus Maßendorf; obere Backenzähne (1. P⁴ Nr.1323; 2. M¹ Nr.1325; 3. M² Nr.1326; 4. M³ Nr.1329; 5. M¹ Nr.1324; 6. M² Nr.1327)

Die Maßendorfer Funde stimmen in den oben genannten Merkmalen ausgezeichnet mit jenen aus Puttenhausen und Sandelzhausen überein:

- Alle 5 M¹⁻² aus Maßendorf besitzen einen Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph.
 An einem M¹ ist ein solcher auch zwischen vorderem und hinterem Centroloph und an 2 M² zwischen Metaloph und Posteroloph festzustellen.
- 2. Alle 9 beurteilbaren M_{1,2} aus Maßendorf besitzen zwischen Metalophid und Centrolophid einen Zusatzgrat, nur bei 2 von 5 M₂ fehlt dieser Grat im Bereich Centrolophid und Mesolophid.
- 3. An zwei M₁ und einem M₂ lassen sich doppelte Zusatzgrate im vorderen und hinteren Bereich der Molaren feststellen.

Die Zähne von *M. complicatus* aus Maßendorf gleichen in der Entwicklungshöhe den Populationen aus Puttenhausen und Sandelzhausen. Die Populationen aus Schönenberg und Niederaichbach dürften hingegen etwas älter sein. Größere *M. complicatus*-Populationen im süddeutschen Raum ermöglichen somit eine Einstufung von Fundstellen im Bereich MN 4-5.

2.3.1.3. Microdyromys sp./Glirulus sp.? aus Maßendorf

1 Backenzahn

1330 M₁ re. 0.71x0.70 2 W

Dieser eine Zahn fällt wegen seiner geringen Größe aus der Reihe. Mit dem einfachen Kronenmuster und den zwei Zusatzgraten in den Außensynklinalen gleicht er sowohl Zähnen von *M. koenigswaldi* (siehe z.B. Engesser 1972, Abb. 73, 2) aber auch Zähnen von *G. minor* (siehe Wu 1993, Taf. 8, Fig. 22). Aber selbst diese kleinen Gliridenarten besitzen deutlich größere M_{1/2}.

Einzig die P₄ von *M. koenigswaldi* würden in ihren L/B-Maßen dem Zahn entsprechen. Als P₄ scheint mir der Maßendorfer Molar allerdings vorne zu wenig reduziert zu sein. KOWALSKI (1997) aber auch KALIN & ENGESSER (2001) haben jüngst aus Belchatów A (MN 9) und

Nebelbergweg (MN 9) einzelne sehr kleine *Microdyromys*-Molaren beschrieben, die dem Zahn aus Maßendorf in Größe und Morphologie ähnlich sind. Vorerst scheint es aber nicht möglich, diesen Einzelzahn gattungsmäßig zuzuordnen.



Abb. 13: Microdyromys sp./Glirulus sp.? aus Maßendorf (M, Nr.1330)

2.3.2. Gattung Paraglirulus ENGESSER 1972

ENGESSER (1972) hat für die werenfelsi-Zähne aus Anwil die neue Gattung Paraglirulus aufgestellt, die vor allem durch das Fehlen eines durchgehenden Endolophids, aber auch durch die Zahl der Wurzeln an den unteren Molaren (3 bei Glirulus und 2 bei Paraglirulus) gekennzeichnet ist (Kowalski, 1997). Van der Meulen & de Bruijn (1982) finden diese Merkmale nicht für ausreichend, um zwei Gattungen zu unterscheiden. Sie halten Paraglirulus für eine Untergattung von Glirulus. Bei den Bearbeitern von Gliriden-Faunen scheinen die Meinungen hierüber jedoch unterschiedlich zu sein. Während Bolliger (1992) und Kalin & Engesser (2001) nach wie vor mit der Gattung Paraglirulus arbeiten, hat sich Kowalski (1997) der Auffassung von van der Meulen & de Bruijn (1982) angeschlossen. Da an den unteren Molaren aus Maßendorf kein durchgehendes Endolophid und außerdem zwei Wurzeln vorhanden sind, behalte ich den ursprünglichen Gattungsnamen Paraglirulus bei.

2.3.2.1. Paraglirulus cf. werenfelsi (ENGESSER 1972) aus Maßendorf

24 Zähne von mindestens 3 Individuen:

| 12 uni | ere Backenzähne | | <u>12 ob</u> | <u>ere Backenzähne</u> | |
|--------|------------------------------|-----|--------------|------------------------------|----|
| 1332 | P ₄ li. 0.72x0.71 | 1 W | 1344 | P ⁺ re. 0.77x0.92 | |
| | | 1 W | | | |
| | M ₁ li. 1.07x0.98 | | 1345 | M ¹ li. 1.08x1.10 | 3W |
| 1335 | M, re. 1.02x0.92 | 2W | 1346 | M¹ re. 1.01x1.06 | 3W |
| 1336 | M, re. 1.14x1.06 | | 1347 | M¹ re. 1.12x1.13 | 3W |
| 1337 | M, li. 1.06x1.09 | | 1348 | M ² li. 1.04x1.10 | 3W |
| 1338 | M, li. 1.15x1.06 | | 1349 | M ² li. 1.08x1.16 | 3W |
| 1339 | M, re. 1.13x1.07 | | 1350 | M ² li. 1.09x1.21 | 3W |
| 1340 | M, re. 1.13x1.10 | 2W | 1351 | M^2 re. 1.00x1.15 | 3W |
| | 2 | | 1352 | M ² re. 1.10x1.15 | 3W |
| 1341 | M, re. 1.04x0.91 | | 1353 | M³ li. 0.77x0.95 | |
| 1342 | M ₃ re. 1.06x0.98 | | 1354 | M³ re. 0.82x0.96 | |
| 1343 | | 2W | 1355 | M³ re. 0.85x1.00 | |
| | | | | | |

P. werenfelsi wurde erstmals von Engesser (1972) aus Anwil beschrieben. In der Zwischenzeit sind Zähne aus mehreren Fundstellen im Bereich von MN 5 bis MN 9 dieser Art zugeordnet worden. Im süddeutschen Raum wurde P. werenfelsi bisher in Schönenberg (MN 5), Kleineisenbach und Giggenhausen (MN 7/8) sowie Marktl (MN 9) nachgewiesen.

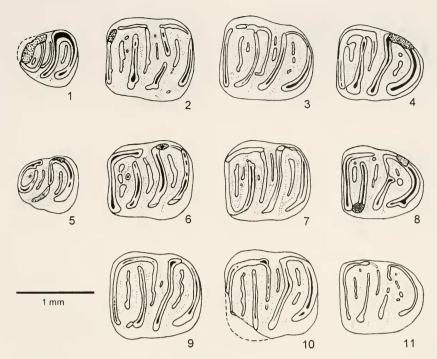


Abb. 14: Paraglirulus cf. werenfelsi aus Maßendorf; untere Backenzähne (1. P_4 Nr.1333; 2. M_1 Nr.1334; 3. M_2 Nr.1337; 4. M_3 Nr.1341; 5. P_4 Nr.1332; 6. M_1 Nr.1336; 7. M_2 Nr.1339; 8. M_3 Nr.1343; 9. M_2 Nr.1340; 10. M_3 Nr.1338; 11. M_3 Nr.1342)

Vergleicht man die Maßendorfer Zähne mit der Beschreibung der Nominatart aus Anwil (ENGESSER 1972), so bemerkt man, dass sie morphologisch gut damit übereinstimmen. Die L/B-Werte der Maßendorfer Molaren sind jedoch oft deutlich kleiner (Abb. 8). Die *P. werenfelsi*-Zähne aus den zeitlich nahestehenden Fundstellen Schönenberg (MN 5), Tobel-Hombrechtikon (Schweiz) und Belchatów (Polen) (MN5/6) besitzen jedoch ähnliche Dimensionen wie die Maßendorfer Molaren.

Von dem in Maßendorf ebenfalls auftretenden *M. complicatus* scheint sich der morphologisch durchaus ähnliche *P.* cf. werenfelsi metrisch meist deutlich abzugrenzen. MAYR (1979: 293) hat ähnliches auch an den entsprechenden Zähnen aus Schönenberg festgestellt, während ENGESSER (1972: Diagramm 24) die ziemlich gleichgroßen unteren Molaren beider Gliriden-Arten aus Anwil nicht eindeutig trennen konnte. Einige der von mir *P.* cf. werenfelsi zugeordneten Zähne liegen allerdings auch im Variationsbereich von *M. complicatus* aus Sandelzhausen und Puttenhausen (Abb. 8).

Morphologisch lassen sich an den Zähnen aus Maßendorf nur an den oberen Molaren Unterschiede zwischen den Arten *P. werenfelsi* und *M. complicatus* feststellen:

- 1. Die M¹-² von P. werenfelsi sind labial nicht so stark eingebuchtet wie bei M. complicatus.
- 2. Bei den M¹⁻² von *P. werenfelsi* erreicht der vordere Centroloph immer den Endoloph.
- 3. Anteroloph und Posteroloph sind bei den M¹⁻² von P. werenfelsi labial nie getrennt.
- 4. Der Protoloph der M^{1-2} verläuft bei P. werenfelsi rechtwinklig in den Endoloph.

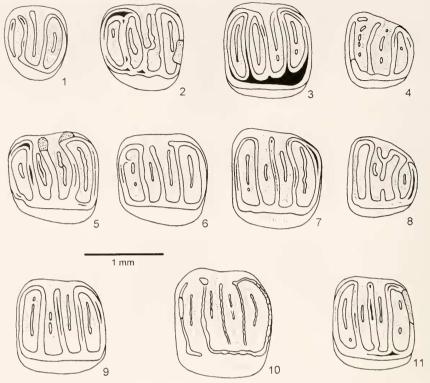


Abb. 15: Paraglirulus cf. werenfelsi aus Maßendorf; obere Backenzähne (1. P⁴ Nr.1344; 2. M¹ Nr.1346; 3. M² Nr.1349; 4. M³ Nr.1354; 5. M¹ Nr.1347; 6. M¹ Nr.1345; 7. M² Nr.1350; 8. M³ Nr.1355; 9. M² Nr.1352; 10. M² Nr.1255; 11. M² Nr.1351)

5. Die Form der M² von P. werenfelsi ist angenähert quadratisch, während dieselben Zähne von M. complicatus im Verhältnis zur Länge breiter sind und mehr einem stehenden Rechteck gleichen.

Vermutlich sind die metrisch kleineren Zähne aus den älteren Fundstellen (MN 5/6) Vorläufer, aus denen sich *P. werenfelsi* entwickelt hat. Es ist daher sinnvoll, diese älteren Populationen *P. cf. werenfelsi* zu bezeichnen.

2.3.3. Gattung Prodryomys MAYR 1979

Die Gattung *Prodryomys* wurde von MAYR (1979) erstmals aufgestellt, wobei die Zähne aus Sandelzhausen (MN 5) als *P. satus* beschrieben wurden. WU (1990) ordnete Funde aus Puttenhausen (MN 5) ebenfalls *P. satus* zu und stellte fest, dass die Puttenhausener Population mit jener aus Sandelzhausen gut übereinstimmt und nur auf Grund des umfangreicheren Materials eine größere morphologische Variabilität aufweist. Nach WU (1990: 72) sind auch aus Schönenberg einige *P. satus-*Zähne bekannt.

Aus den Spaltenfüllungen Stubersheim 3 (MN 3), Petersbuch 2 (MN 4a) und Erkertshofen 2 (MN 4b) hat Wu (1993) Zahnfunde als *P. brailloni* veröffentlicht. Sie nimmt an, dass sich *P. satus* "kontinuierlich aus *brailloni* entwickelt hat". Einige der von Ziegler & Fahlbusch

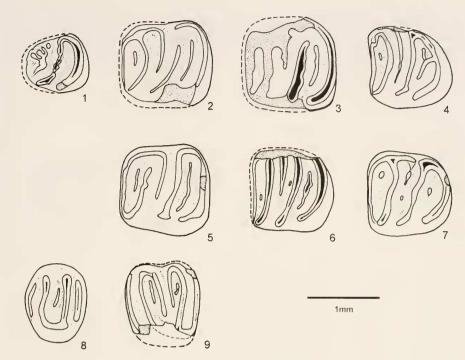


Abb. 16: *Prodryomys satus* aus Niederaichbach; untere und obere Backenzähne (1. P₄ Nr.1155; 2. M₁ Nr.1153; 3. M₂ Nr.1151; 4. M₃ Nr.1157; 5. M₁ Nr.1152; 6. M₂ Nr.1158; 7. M₂ Nr.1154; 8. P⁴ Nr.1164; 9. M¹ Nr.1162)

(1986) als "Peridyromys sp." (Taf. 6, Fig. 38-43), "Pseudodryomys ibericus" (Taf. 6, Fig. 25 und 28) und "Miodyromys hamadryas biradiculus" (Taf. 6, Fig. 33-36) beschriebenen Zähne aus Rembach und Forsthart (MN 4b) stellt Wu in den Übergangsbereich P. brailloni-satus.

Da die Niederaichbacher und Maßendorfer Zähne metrisch und morphologisch weitgehend mit den Populationen aus Puttenhausen und Sandelzhausen übereinstimmen, werden sie als P. satus bestimmt. Wie schon bei Miodyromys aff. aegercii erwähnt, sind die M2 der beiden Arten M. aff. aegercii und P. satus aus der Fundstelle Maßendorf morphologisch und metrisch sehr ähnlich. Die Zuordnung des einen oder anderen M2 zu einer der beiden Arten kann daher durchaus als problematisch angesehen werden (Siehe L/B-Diagramm Abb. 8).

2.3.3.1. Prodryomys satus MAYR 1979 aus Niederaichbach

9 Zähne

7 untere Backenzähne 1155 P₄ li. 0.84x0.82 1153 M₁ li. 1.23x1.15 1152 M₁ re. 1.25x1.25 1151 M₂ re. 1.27x1.26 1154 M, re. 1.15x1.15

2 obere Backenzähne

1164 P⁴ li. 0.83x1.08 1162 M¹ li. 1.01x ? Die M₁ aus Niederaichbach liegen metrisch zwar oft im Grenzbereich von M. aff. aegercii / P. satus (Abb. 8). Sie zeigen jedoch alle zwischen Metalophid und Centrolophid keinen Zusatzgrat und der beschädigte M¹ gleicht in der Länge auch mehr P. satus aus Maßendorf weshalb all diese Niederaichbacher Zähne zu dieser Art gestellt wurden.

2.3.3.2. Prodryomys satus MAYR 1979 aus Maßendorf

29 Zähne von mindestens 5 Individuen

| 17 untere Bac | <u>kenzähne</u> | | 12 ob | ere Bacl | <u>kenzähne</u> | |
|-------------------------|-----------------|-----|-------|-----------|-----------------|----|
| 1285 P ₄ li. | 0.79x0.78 | 1 W | 1302 | P⁴ li. | 0.94x1.13 | |
| 1286 P ₄ li. | 0.88x0.88 | 1 W | | | | |
| 1287 P ₄ re. | 0.84x0.82 | 1 W | | | | |
| 1288 M ₁ li. | 1.15x1.06 | | 1303 | M^1 li. | 1.06x1.32 | |
| 1289 M ₁ li. | 1.15x1.08 | | 1304 | M¹li. | 1.08x1.20 | |
| 1290 M ₁ li. | 1.15x1.12 | | 1305 | M¹li. | 1.12x1,32 | |
| 1291 M ₁ li. | 1.20x1.15 | 2W | 1306 | M¹ re. | 1.03x1.18 | 3W |
| 1292 M ₁ re. | 1.22x ? | | | | | |
| 1293 M ₁ re. | 1.22x1.16 | 2W | | | | |
| 1294 M ₂ li. | 1.10x1,20 | | 1307 | M² li. | 1.01x1.45 | 3W |
| 1295 M, li. | 1.13x1.14 | | 1308 | M² li. | 1.13x1.42 | 3W |
| 1296 M ₂ li. | 1.15x1.15 | | 1309 | M² li. | 1.18x1.37 | 3W |
| 1297 M ₂ li. | 1.15x1.20 | | 1310 | M² li. | 1.20x1.42 | |
| 1298 M ₂ li. | 1.25x1.32 | | | | | |
| 1299 M ₂ re. | 1.15x1.27 | | | | | |
| 1300 M ₂ re. | 1.20x1.27 | | | | | |
| 1301 M ₃ li. | 0.95x1.08 | | 1311 | M³ li. | 0.94x1.20 | 3W |
| | | | 1312 | M³ re. | ? x1.15 | |
| | | | 1256 | M³ re. | 0.94x1.27 | |

Wu (1990: 71 und 1993: 112) macht zu P. satus folgende Aussagen:

- Die "Form aus Puttenhausen stimmt in Morphologie und Maßen gut mit P. satus aus Sandelzhausen überein."
- 2. "Eine eindeutig klare Abgrenzung zwischen brailloni und satus ist nicht möglich."
- 3. Trotzdem rechtfertigen ihrer Ansicht nach die Unterschiede eine spezifische Trennung.

Sie stellt also zwischen der Puttenhausener und Sandelzhausener *P. satus* - Population keine wesentlichen Unterschiede fest, sieht aber auch keine allzugroßen im Vergleich zu den älteren *P. brailloni* - Populationen. Nach Wu (1993: 111) zeigt *P. satus* aus Puttenhausen/Sandelzhausen (MN 5) allerdings einige fortschrittlichere Merkmale:

- 1. Geringere Maße.
- 2. Alle P⁴ besitzen abgeflachte Lingual- und Labialseiten, sowie einen langen Anteroloph.
- 3. Der Anteil der oberen Molaren mit einem gespaltenen Paraconus bzw. Metaconus sinkt.
- 4. Der Anteil der M² mit einer Verbindung von Anteroloph und Endoloph steigt.
- 5. Der Anteil der oberen Molaren ohne Zusatzgrat nimmt zu (Ein Zusatzgrat tritt höchstens zwischen Centroloph und Metaloph auf).
- 6. Das Labialende des Mesolophids an den unteren Zähnen ist hakenförmig ausgebildet.

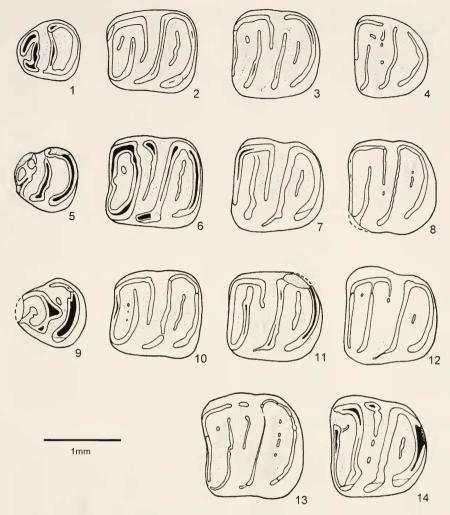


Abb. 17: Prodryomys satus aus Maßendorf; untere Backenzähne (1. P₄ Nr.1285; 2. M₁ Nr.1289; 3. M₂ Nr.1295; 4. M₃ Nr.1301; 5. P₄ Nr.1287; 6. M₁ Nr.1293; 7. M₂ Nr.1297; 8. M₂ Nr.1294; 9. P₄ Nr.1286; 10. M₁ Nr.1290; 11. M₁ Nr.1291; 12. M, Nr.1299; 13. M, Nr.1298; 14. M, Nr.1300)

All diese von Wu (1993) angeführten Unterschiede zwischen *P. brailloni* und *P. satus* zeigen Tendenzen an, die eventuell an größeren Populationen mit Prozentzahlen belegt werden können. Mir fällt jedoch auf, dass bei den M¹ von *P. brailloni* der Anteroloph steiler steht und daher abknickend in den Endoloph mündet, während an den M¹ von *P. satus* der Protoloph meist flüssig in den Endoloph verläuft. Wenn man außerdem die Abbildungen der M¹¹² von *P. brailloni* aus Erkertshofen 2 (Wu 1993: Taf. 5) mit den Abbildungen der M¹¹² von *P. satus* aus Puttenhausen (Wu 1990: Taf. 1) vergleicht, sieht man, dass die Puttenhausener Zähne deutlich schmäler sind, d.h. ihr Längen-Breiten-Verhältnis hat sich verändert.

Die durchschnittlichen Längen-Breiten-Verhältnisse der M¹ und M² von *Prodryomys brailloni/satus* aus verschiedenen süddeutschen Fundstellen:

| Fundstelle | MN | $\mathbf{M}^{\scriptscriptstyle 1}$ | LxB | L:B | M^2 | LxB | L:B |
|-------------------|----|-------------------------------------|-----------|--------|-------|-----------|--------|
| Stubersheim 3 | 3 | 100Z | 1.32x1.38 | 1:1.05 | 88Z | 1.32x1.50 | 1:1.14 |
| Petersbuch 2 | 4a | 174Z | 1.24x1.34 | 1:1.08 | 189Z | 1.26x1.45 | 1:1.15 |
| Erkertshofen 2 | 4b | 16Z | 1.19x1.29 | 1:1.08 | 22Z | 1.23x1.44 | 1:1.17 |
| Rembach/Forsthart | 4b | 11Z | 1.16x1.19 | 1:1.03 | 7Z | 1.06x1.26 | 1:1.19 |
| Puttenhausen | 5 | 26Z | 1.09x1.23 | 1:1.13 | 21Z | 1.10x1.33 | 1:1.21 |
| Maßendorf | 5 | 4Z | 1.07x1.25 | 1:1.17 | 4Z | 1.13x1.41 | 1:1.25 |
| Sandelzhausen | 5 | 4Z | 1.02x1.18 | 1:1.16 | 3Z | 1.01x1.26 | 1:1.25 |

Man sieht, dass das Längen-Breiten-Verhältnis der Zähne sich mit wenigen Ausnahmen im Laufe der Zeit zugunsten der Breite verändert hat, die Zähne also allmählich kürzer werden. Die Funde aus der basalen Süßwassermolasse von Rembach und Forsthart stehen, wie WU (1990, 1993) das vermutet hat, den älteren *P. brailloni*-Populationen nahe. Die Maßendorfer *P. satus*-Molaren gleichen hingegen stark denjenigen aus Sandelzhausen.

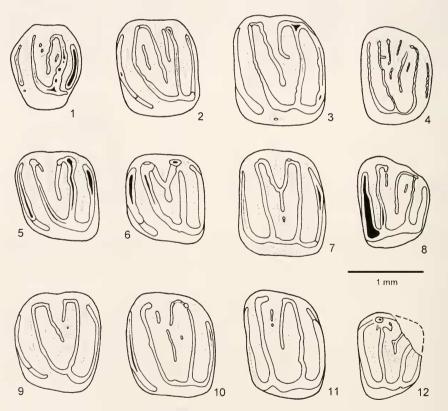


Abb. 18: *Prodryomys satus* aus Maßendorf; obere Backenzähne (1. P⁴ Nr.1302; 2. M¹ Nr.1303; 3. M² Nr.1310; 4. M³ Nr.1256; 5. M¹ Nr.1304; 6. M¹ Nr.1306; 7. M² Nr.1308; 8. M³ Nr.1311; 9. M¹ Nr.1305; 10. M² Nr. 1309; 11. M² Nr.1307; 12. M³ Nr.1312)

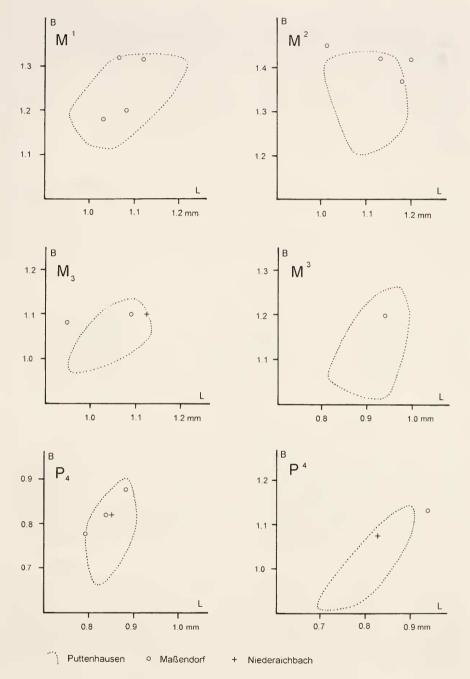


Abb. 19: L/B-Diagramme von *Prodryomys satus* aus Puttenhausen, Maßendorf und Niederaichbach (Siehe auch Abb. 8).

Über das geringe, noch dazu schlecht erhaltene Zahnmaterial aus Niederaichbach lässt sich nichts aussagen. Das hakenförmige Labialende des Mesolophids scheint allerdings an den Niederaichbacher $\rm M_{1/2}$ weniger ausgeprägt zu sein als an den Maßendorfer Zähnen.

2.3.4. Gattung Girulus THOMAS 1906

2.3.4.1. Glirulus diremptus MAYR 1979 aus Maßendorf

2 Zähne

1144 P+ re. 0.61x0.74 2W

1145 M1 re. 0.82x0.92

VAN DER MEULEN & DE BRUIJN (1982) haben *Glirulus diremptus* zur Untergattung *Glirulus* gestellt. Viele Bearbeiter (Wu 1990, 1993 und KOWALSKI 1997) verwenden diese Untergattungen jedoch nicht.

Die zwei Maßendorfer Zähne werden G. diremptus zugeordnet. Sie lassen sich metrisch und morphologisch gut mit der reichen Population aus Puttenhausen (WU 1990) vergleichen.

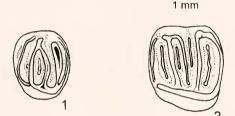




Abb. 20: Glirulus diremptus (1. P⁴ Nr.1144; 2.M¹ Nr.1145) und Glirulus cf. minor / cf. lissiensis (3. M₃ Nr.1146) aus Maßendorf.

2.3.4.2. Glirulus cf. minor Wu 1993/cf. lissiensis Hugueney & Mein 1965

1 Zahn:

1146 M³ li. 0.67x0.77

Dieser kleine Einzelzahn gleicht in der Größe am besten einem M³ von *G. minor* aus Petersbuch 2 (Wu 1993: 120), morphologisch stimmt er jedoch mit dem etwas komplizierteren Zahnmuster des M³ von *G. lissiensis* aus Belchatów B (Kowalski 1997: Fig. 6k) überein. Seine Zuordnung bleibt daher vorerst fraglich.

Der mit einem einfacheren Zahnmuster ausgestattete G. minor wurde von Wu (1993) als kleinste Art der Gattung zum ersten Mal aus Petersbuch 2 beschrieben, wo er gemeinsam mit G. diremptus auftritt. Nach Wu (1993) lässt sich diese Art noch in Aliveri (VAN DER MEULEN & DE BRUIJN 1982: 486) und in Ornberg/Schweiz (BOLLIGER 1992: Abb. 50) nachweisen. Nach MEIN & ROMAGGI (1991) sind G. conjunctus und G. lissiensis vermutlich im Mittelmiozän etwa gleichzeitig aus G. diremptus hervorgegangen. Über die Entwicklung von G. minor ist vorerst nichts bekannt.

2.3.5. Gattung Bransatoglis Hugueney 1967

Die Gattung *Bransatoglis* ist an oligozänen Fundstellen meist zahlreich vertreten. Ab dem oberen Untermiozän lassen sich drei Entwicklungslinien erkennen, die sich vor allem in den L/B-Werten ihrer Zähne voneinander abgrenzen (Siehe Abb. 23). *B. infralactorensis*

(BAUDELOT & COLLIER 1982) zeigt die kleinsten, *B. cadeoti* (BULOT 1978) die größten Dimensionen und *B. astaracensis* (BAUDELOT 1970) steht in der Größe dazwischen. Diese unterschiedlich großen Arten findet man an der Wende vom Unter- zum Mittelmiozän an verschiedenen europäischen Fundstellen. In Süddeutschland ist *B. cadeoti* aus Forsthart (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986), aus Eitensheim, Schönenberg und Sandelzhausen (MAYR 1979) sowie aus Puttenhausen (WU 1990) belegt. WERNER (1994) hat aus Ulm Westtangente und Jungingen eine reiche *Bransatoglis*-Population als lokale süddeutsche Unterart von *B. infralactorensis* beschrieben. *B. astaracensis* ist bisher an süddeutschen Fundstellen noch nicht aufgefunden worden.

Schwierig ist es, diese drei verschieden großen Arten morphologisch zu charakterisieren. An den oberen Molaren lassen sich immerhin einige Unterschiede feststellen:

- 1) Bei allen drei Arten zeigen einzelne Molaren ein gestörtes Kronenmuster, d. h. der Grundbauplan mit geradlinig, parallel verlaufenden Antiklinalen ist oft aufgelöst. Bei der Unterart B. infralactorensis ingens und bei B. cadeoti scheint das stärker, bei der Nominatart B. infralactorensis und bei B. astaracensis scheint das weniger ausgeprägt sein.
- 2) Bei *B. astaracensis* und der Nominatart *B. infralactorensis* ist der vordere Centroloph oft mit dem Endoloph verbunden, was bei der Unterart *B. infralactorensis ingens* fast nie der Fall ist. Bei *B. cadeot*i ist der vordere Centroloph meist sogar lingual wie labial isoliert.
- 3) Weitere Unterschiede lassen sich an den Zusatzgraten der beiden Außensyklinalen feststellen. Bei *B. cadeoti* sind diese Zusatzgrate zwischen Anteroloph und Protoloph, sowie zwischen Metaloph und Posteroloph fast immer vorhanden. Bei der Nominatart *B. infralactoresis* und bei *B. astaracensis* sollen diese Zusatzgrate in den beiden Außensynklinalen meist völlig fehlen. Bei der Unterart *B. infralactorensis ingens* ist der hintere Zusatzgrat bei 96% von 366 M¹⁻², der vordere Zusatzgrat bei 25% von 174 M¹ und 3% von 189 M² nicht ausgebildet.

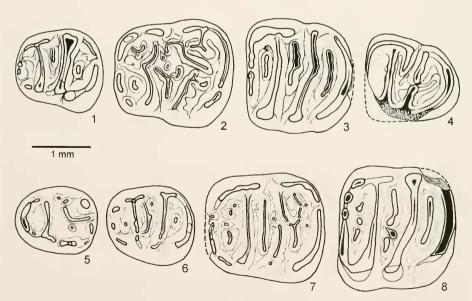


Abb. 21: Bransatoglis cadeoti aus Maßendorf; untere Backenzähne. (1. P_4 Nr.1187; 2. M_1 Nr.1192; 3. M_2 Nr.1195; 4. M_3 Nr.1198; 5. P_3 ? Nr.1185; 6. P_4 Nr.1191; 7. M_1 Nr.1193; 8. M_2 Nr.1197)

Die volle Variabilität dieser Merkmale ist allerdings bei *B. infralactorensis* und *B. astaracensis* vorerst nicht bekannt. Diese Unterschiede lassen sich auch nur bei größeren Zahnmengen beurteilen und nach Werner (1994: 104) weiß man noch nicht einmal, inwieweit sie "systematisch relevant sind". Die Zuordnung von Molaren nach morphologischen Merkmalen ist daher kaum möglich. So bleibt als wichtigster Unterschied die Größe.

Vergleichbar mit Petersbuch 2 treten in der Maßendorfer Fauna zwei in ihren L/B-Maßen recht unterschiedliche *Bransatoglis*-Arten gleichzeitig auf, die als *B. cadeoti* und *B.* aff. infralactorensis bestimmt werden.

2.3.5.1. Bransatoglis cadeoti Bulot 1978 aus Maßendorf

32 Zähne von mindestens 5 Individuen (+ 6 fragliche Prämolaren)

| 54 ZW | me von mindestens s marriaden (* o magnene i mi | iioiui ei | •/ | |
|--------|---|-----------|--------------------|----------------|
| 1185 | P ₃ li. ? 1.46x1.22 | 1220 | P? ? | 1.07x1.22 |
| 1199 | P, re. 1.42x1.22 | 1221 | P? li | 1.18x1.32 |
| | P, li. 1.30x1.18 | | | |
| | P ₂ li. 1.26x1.00 | | | |
| 13 unt | ere Backenzähne | 19 obe | ere Back | <u>enzähne</u> |
| | P ₄ li. 1.67x1.46 | 1166 | P ⁴ li. | 1.42x1.81 |
| | P ₄ li. 1.59x1.46 | 1167 | P ⁴ li. | 1.44x1.79 |
| | P ₄ li. 1.59x1.39 | | | 1.37x1.67 |
| | P_{4}^{\dagger} re. 1.81x1.59 | | | 1.44x1.72 |
| | P_{\perp}^{\dagger} re. 1.67x1.55 | | | 1.44x1.76 |
| | P_{\perp}^{\dagger} re. 1.61x1.39 | 1171 | P ⁴ li. | 1.50x1.72 |
| | * | 1172 | P ⁴ re. | 1.31x1.63 |
| 1192 | M, li. 2.09x1.87 | 1773 | M¹ li. | 2.02x2.11 |
| 1193 | M_1 re. 2.13x2.11 | 1174 | M¹ li. | 1.92x1.89 |
| 1194 | M, li. 1.98x2.04 | 1175 | M² li. | 1.92x2.00 |
| | M ₂ li. 1.92x2.00 | 1176 | M² li. | 1.83x2.02 |
| 1196 | M_2^2 re. 2.15x2.09 | 1177 | M² li. | 1.70x1.92 |
| 1197 | M, re. 2.07x2.15 | 1178 | M² rc. | 2.05x2.13 |
| | 2 | 1179 | M² re. | 2.00x2.16 |
| | | 1180 | M² re. | 1.98x2.07 |
| 1198 | M ₃ li. 1.68x1.48 | 1181 | M³ re. | 1.67x1.70 |
| | , | 1182 | M³ li. | 1.63x1.78 |
| | | | | ? x1.87 |
| | | | | 1.50x1.89 |
| | | | | |

Die großen Maßendorfer *Bransatoglis*-Zähne mit ihrer leicht konkaven Kaufläche und den kräftigen, abgerundeten Graten stimmen metrisch und morphologisch gut mit *B. cadeoti* überein. Nach Wu (1990: 89) ist *B. cadeoti* gekennzeichnet durch:

- 1. den labial und lingual isolierten, oft labial verdickten vorderen Centroloph.
- 2. den an den oberen Backenzähnen durchgehenden Endoloph.
- 3. die "aufgelösten" Grate (siehe z. B. Abb. 21,2).
- 4. die an den oberen Molaren zwischen Anteroloph und Protoloph und zwischen Metaloph und Posteroloph fast immer vorhandenen Zusatzgrate.

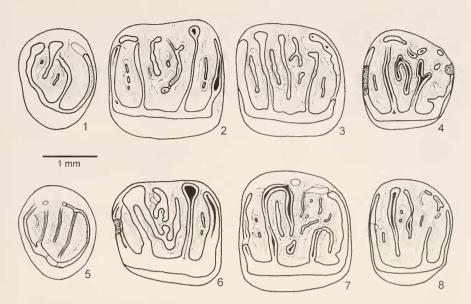


Abb. 22: Bransatoglis cadeoti aus Maßendorf; obere Backenzähne (1. P⁺ Nr.1166; 2. M¹ Nr.1173; 3. M² Nr.1175; 4. M³ Nr.1182; 5. P⁴ Nr.1168; 6. M¹ Nr.1174; 7. M² Nr.1179; 8. M³ Nr. 1184)

Mit der bisher reichsten Population dieser Art in Süddeutschland, reiht sich Maßendorf in die bekannten süddeutschen Fundstellen ein:

| Forsthart | Ziegler & Fahlbusch 1986 | MN 4b | 4 Zähne |
|---------------|--------------------------|-------|----------|
| Eitensheim | Mayr 1979 | MN 5 | 13 Zähne |
| Schönenberg | Mayr 1979 | MN 5 | 1 Zahn |
| Puttenhausen | Wu 1990 | MN 5 | 14 Zähne |
| Maßendorf | | MN 5 | 32 Zähne |
| Sandelzhauser | n Mayr 1979 | MN 5 | 18 Zähne |

WU (1993: 134) nimmt an, dass *B. cadeoti* sich von *B. spectabilis* aus Wintershof-West (MN 3) ableitet und dass *B.* aff. *spectabilis* aus Petersbuch 2 (MN 4) eine Übergangsform zu *B. cadeoti* darstellt. An den MN 5-Fundstellen können bei *B. cadeoti* größenmäßig und morphologisch keine wesentlichen Veränderungen mehr festgestellt werden.

2.3.5.2. Bransatoglis aff. infralactorensis (BAUDELOT & COLLIER 1982) aus Maßendorf

Die L/B-Werte der kleinen *Bransatoglis*-Zähne aus Maßendorf liegen überwiegend innerhalb des Variationsbereichs der *B. infralactorensis ingens* Zähne (WERNER 1994: Abb. 63 und 64). Vereinzelt sind einige M₂ und M² aus Maßendorf auch größer und erreichen knapp die Untergrenze von *B. astaracensis* (Abb. 23).

Die Art-Diagnose von *B. infralactorensis* bei BAUDELOT & COLLIER (1982) trifft auf die Maßendorfer Zähne weitgehend zu. Zum Vergleich bietet sich aber vor allem das reiche Material (ca. 1 800 Zähne) von *B. infralactorensis ingens* aus Ulm-Westtangente an, das von WERNER (1994) ausgezeichnet beschrieben wurde.

| | | 1222 | b ; ; | 0.84x0.88 |
|--------|------------------------------|---------------|--------------|----------------|
| | | 1223 | Pi re. | 0.89x1.04 |
| 17 uni | tere Backenzähne | <u>12 obe</u> | re Back | <u>enzähne</u> |
| 1236 | P ₄ re. 1.09xl.08 | 1224 | P⁺ li. | 0.97x1.13 |
| 1237 | P. re. 1.06x0.98 | 1225 | P+ li. | 1.08x1.22 |
| 1238 | P, re. 1.10x1.10 | | | |
| 1239 | M, li. 1.30x1.22 | 1226 | M¹ li. | 1.42x1.39 |
| 1240 | M ₁ li. 1.37x1.32 | 1227 | M¹ re. | 1.27x1.22 |
| | M, li. 1.38x1.42 | 1228 | M¹ re. | 1.38x1.36 |
| 1242 | M, re. 1.26x1.19 | 1229 | M¹ re. | 1.37x1.42 |
| 1243 | M, re. 1.32x1.30 | | | |
| 1244 | M, li. 1.44x1.40 | 1230 | M² li. | 1.52x1.56 |
| 1245 | | 1231 | M² li. | 1.39x1.54 |
| 1246 | M_2^2 re. 1.38x1.34 | 1232 | M² re. | 1.37x1.54 |
| 1247 | M, re. 1.56x1.43 | | | |
| 1248 | M_{2}^{2} re. 1.49x1.43 | | | |
| 1249 | M, re. 1.63x1.60 | | | |
| 1250 | M ₃ li. 1.18x1.07 | 1233 | M³ li. | 1.15x1.38 |
| 1251 | M ₃ re. 1.18x1.15 | 1234 | M³ li. | 1.18x1.32 |
| 1252 | M ₃ re. 1.22x1.27 | 1235 | M³ re. | 1.16x1.27 |

Die unteren Molaren aus Maßendorf scheinen morphologisch weitgehend mit der Unterart *B. infralactorensis ingens* übereinzustimmen. Der einzige Unterschied besteht darin, dass das Gratmuster der Maßendorfer Zähne weniger gestört zu sein scheint und der Grundbauplan mit geradlinigen, parallel verlaufenden Antiklinalen stärker gewahrt bleibt. Hierin gleichen die Maßendorfer Zähne, soweit es die Abbildungen bei BAUDELOT & COLLIER (1982) zeigen, vermutlich eher dem konservativen Zahnmuster der Nominat-Art aus Estrepouy.

Bei einer Gegenüberstellung der oberen Molaren fallen folgende Unterschiede auf:

- 1. An den 7 M¹⁻² aus Maßendorf sind an 2 M¹ noch Andeutungen eines Zusatzgrats zwischen Anteroloph und Protoloph festzustellen. Bei *B. infralactorensis ingens* ist dieser vordere Zusatzgrat in den überwiegenden Fällen entweder vollständig oder als Relikt vorhanden (beim M¹ in 75 % und beim M² in 97 % der Fälle).
- 2. Störungen in der Konfiguration der Grate innerhalb des Trigons findet man in Maßendorf vor allem an den M¹⁻² ausgeprägt, kaum an den M³.
- 3. Der an den M¹⁻² von *B. infralactorensis* vorhandene Kontakt des vorderen Centrolphs mit dem Endoloph fehlt bei *B. infralactorensis ingens*. An einigen M¹⁻² aus Maßendorf ist am Endoloph eine spitze Ausbuchtung oder angedeutete Verbindung zum vorderen Centroloph festzustellen.
- 4. Im Gegensatz zu *B. infralactorensis* aus Estrepouy zeigen die Maßendorfer Zähne, den vor allem bei *B. infralactorensis ingens* auftretenden, labial auseinanderstrebenden, geschwungenen Verlauf des Protolophs und Metalophs. Er lässt das Trigon vor allem labial auf Kosten der äußeren Synklinalen aufgebläht erscheinen. WERNER (1994: 104) betrachtet diese Tendenz an den Molaren als "eine Eigenheit der süddeutschen *infralactorensis*-Populationen."

Die Maßendorfer Zähne gleichen metrisch aber auch morphologisch weitgehend der von Werner (1994: 99-104) ausführlich beschriebenen Unterart *B. infralactorensis ingens* aus Ulm-Westtangente und Jungingen. Einzelne Merkmalsausprägungen scheinen, soweit man das beurteilen kann, mehr der Nominat-Art *B. infralactorensis* zu entsprechen. Da die metrische

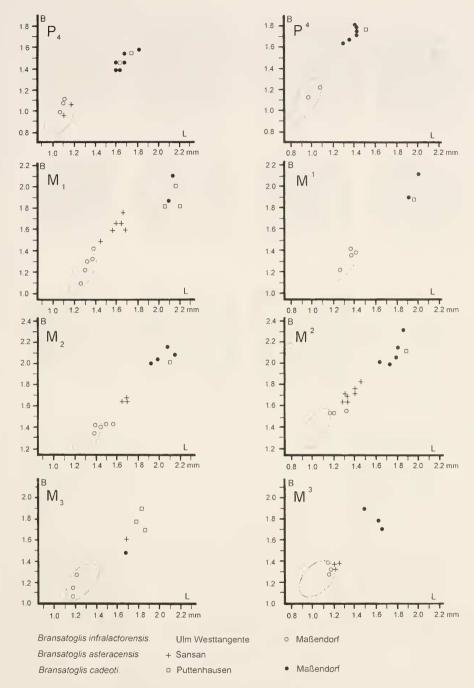


Abb. 23: L/B-Diagramme von Bransatoglis infralactorensis aus Ulm Westtangente und Maßendorf, Bransatoglis astaracensis aus Sansan und Bransatoglis cadeoti aus Puttenhausen und Maßendorf.

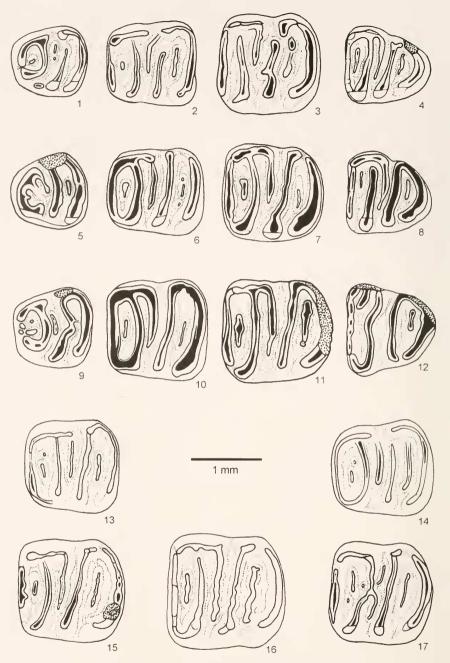


Abb. 24: Bransatoglis aff. infralactorensis aus Maßendorf; untere Backenzähne (1. P $_4$ Nr.1237; 2. M $_1$ Nr.1242; 3. M $_2$ Nr.1244; 4. M $_3$ Nr.1250; 5. P $_4$ Nr.1236; 6. M $_1$ Nr.1239; 7. M $_2$ Nr.1246; 8. M $_3$ Nr.1251; 9. P $_4$ Nr.1238; 10. M $_1$ Nr.1241; 11. M $_2$ Nr.1247; 12. M $_3$ Nr.1252; 13. M $_1$ Nr.1243; 14. M $_1$ Nr.1240; 15. M $_2$ Nr.1248; 16. M $_2$ Nr.1249; 17. M $_2$ Nr.1245)

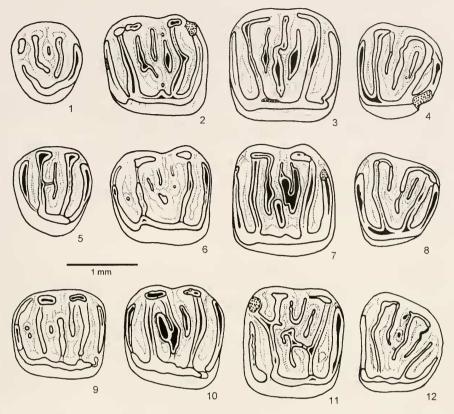


Abb. 25: Bransatoglis aff. infralactorensis aus Maßendorf; obere Backenzähne (1. P⁴ Nr.1225; 2. M¹ Nr.1228; 3. M² Nr.1231; 4. M³ Nr.1235; 5. P⁴ Nr.1224; 6. M¹ Nr.1226; 7. M² Nr.1230; 8. M³ Nr.1234; 9. M¹ Nr.1227; 10. M¹ Nr.1229; 11. M² Nr.1232; 12. M³ Nr.1233)

und morphologische Variabilität der Zähne aus Estrepouy jedoch weitgehend unbekannt ist, sollte man die Maßendorfer Exemplare daher vorerst nicht spezifisch davon abtrennen.

Die von KOWALSKI (1997) vorgestellten Zähne aus Belchatów B und C sowie die von WU (1993) beschriebenen *Bransatoglis* sp.-Zähne aus Petersbuch 2 und Stubersheim 3, aber auch einige der von BOLLIGER (1992) aufgeführten kleineren Exemplare von *Bransatoglis* aus Fundstellen der Hörnlischüttung dürften dem Maßendorfer *B.* aff. *infralactorensis* nahe stehen.

BAUDELOT & COLLIER (1982) vermuten, dass *B. infralactorensis* durch Abbau der peripheren Zusatzgrate an den oberen Molaren in direkter Linie aus *B. fugax* hervorgegangen ist. Ob sich *B. infralactorensis* von MN 2a (Ulm-Westtangente), über MN 3 (Estrepouy), MN4 (Petersbuch 2) bis MN 5 (Maßendorf) linear weiterentwickelt hat, müssen zukünftige Untersuchungen klären.

3. Diskussion

In Niederaichbach spielen die Gliriden insgesamt eine sehr untergeordnete Rolle. Schirm hat 1964 im Rahmen seiner Diplomarbeit (HOFMANN 1973: 25-26) Kleinsäugerreste aus der Fundstelle Niederaichbach aufgesammelt, darunter auch einige Gliridenzähne. Dehm und Fahlbusch bestimmten sie damals als *Dryomys* aff. *bamadryas* (MAJOR) und *Glirulus* (?) sp. (Schirm 1964: 9-10). Ob hier mit zusätzlichen Arten zu rechnen ist, kann ich nicht beurteilen, da ich diese Zähne nicht gesehen habe. Bemerkenswert scheint mir zu sein, dass auch diese Autoren nur 2 Gliridenarten in Niederaichbach feststellen konnten.

Die 2 Niederaichbacher Gliridenarten:

| | | | Schönb. | Puttenh. | . Sandelz. |
|--------------------------|------------|---------|---------|----------|------------|
| Microdyromys complicatus | 5 Zähne | 36 % | X | X | X |
| Prodryomys satus | 9 Zähne | 64 % | | X | X |
| insgesamt | 14 Zähne = | : 100 % | | | |

Die Maßendorfer Gliriden lassen sich mit der von WU (1990) veröffentlichten, umfangreichen Gliridenpopulation (ca. 600 Zähne) aus der geographisch wie zeitlich nahestehenden Fundstelle Puttenhausen gut vergleichen. Trotz großer Übereinstimmungen (6 gleiche Arten) gibt es zwischen den Gliridenfaunen von Maßendorf und Puttenhausen aber auch Unterschiede: Unter den 9 Arten aus Puttenhausen nimmt Microdyromys miocaenicus (= M. complicatus) mit 41 % eine stark dominierende Stellung ein, gefolgt von Prodryomys satus und Miodyromys aff. aegercii. Diese drei Arten, sowie zusätzlich Bransatoglis cadeoti treten auch in Maßendorf relativ häufig auf. Hinzu kommen hier aber noch Paraglirulus cf. werenfelsi sowie eine weitere Art der Gattung Bransatoglis. Der kleine B. aff. infralactorensis konnte in der süddeutschen Oberen Süßwasser-Molasse zum ersten Mal nachgewiesen werden.

Die 11 Maßendorfer Gliridenarten:

| | | | | Schönb. | Puttenh. | Sandelz. |
|-------------------------------------|-----------|-------|---|---------|----------|----------|
| Glirudinus cf. minutus | 3 Zähne | 2 | % | - | - | - |
| Eomuscardinus cf. sansaniensis | 17 Zähne | 9 | % | X | X | - |
| Miodyromys aff. aegercii | 25 Zähne | 14 | % | X | X | X |
| Microdyromis complicatus | 20 Zähne | 11 | % | X | X | X |
| Microdyromys sp. / Glirulus sp. | 1 Zahn | 0.5 | % | - | - | - |
| Paraglirulus cf. werenfelsi | 24 Zähne | 13 | % | X | → | - |
| Prodryomys satus | 29 Zähne | 16 | % | - | X | X |
| Glirulus diremptus | 2 Zähne | 1 | % | X | X | - |
| Glirulus cf. minor / cf. lissiensis | 1 Zahn | 0.5 | % | - | - | - |
| Bransatoglis cadeoti | 32 Zähne | 17 | % | X | X | X |
| Bransatoglis aff. infralactorensis | 29 Zähne | 16 | % | - | - | - |
| insgesamt | 183 Zähne | = 100 | % | | | |

3.1. Vergleich der Fundstellen

An den Kleinsäugerfundstellen der Oberen Süßwasser-Molasse Süddeutschlands ist die Anzahl der dort auftretenden Gliridenarten, sowie der Anteil der Gliriden an der Gesamtfauna, der sich im Verhältnis Cricetiden-Gliriden widerspiegelt, recht unterschiedlich:

| Rauscheröd (Ziegler & Fahlbu | scн 1986) | | |
|--------------------------------|-----------------------|------|----------|
| MN 4 | 128 Cricetidenzähne | 58 % | |
| | 91 Gliridenzähne | 42 % | 4 Arten |
| Rembach (Ziegler & Fahlbusch | H 1986) | | |
| MN 4 | 218 Cricetidenzähne | 83 % | |
| | 46 Gliridenzähne | 17 % | 4 Arten |
| Forsthart (Ziegler & Fahlbusci | н 1986) | | |
| MN 4 | 349 Cricetidenzähne | 83 % | |
| | 74 Gliridenzähne | 17 % | 7 Arten |
| Langenmoosen (FAHLBUSCH 196 | 4 / Mayr 1979) | | |
| MN 5 | 318 Cricetidenzähne | 82 % | |
| | 68 Gliridenzähne | 18 % | 3 Arten |
| Niederaichbach (Schötz 1993) | | | |
| MN 5 | 234 Cricetidenzähne | 94 % | |
| | 14 Gliridenzähne | 6 % | 2 Arten |
| Schönenberg (MAYR 1979) | | | |
| MN 5 | ? Cricetidenzähne | | |
| | 361 Gliridenzähne | | 9 Arten |
| Puttenhausen (WU 1982, 1990) | | | |
| MN 5 | 1 123 Cricetidenzähne | 65 % | |
| | 600 Gliridenzähne | 35 % | 9 Arten |
| Maßendorf (Schötz 1993) | | | |
| MN 5 | 567 Cricetidenzähne | 76 % | |
| | 183 Gliridenzähne | 24 % | 11 Arten |
| Sandelzhausen (FAHLBUSCH 1964 | | | |
| MN 5 | 91 Cricetidenzähne | *) | |
| | 365 Gliridenzähne | *) | 4 Arten |
| | | / | |
| Giggenhausen (FAHLBUSCH 1964 | • | | |
| MN 7/8 | 174 Cricetidenzähne | 64 % | |
| | 100 Gliridenzähne | 56 % | 6 Arten |
| Marktl (Fahlbusch 1964 / Mayı | | | |
| MN 9 | 43 Cricetidenzähne | 53 % | |
| | 38 Gliridenzähne | 47 % | 3 Arten |

^{* (}zwischen den Bearbeitungen durch FAHLBUSCH und MAYR ist soviel Material dazugekommen, dass die Zahlen nicht die wirklichen Prozentgehalte wiederspiegeln.)

In den Faunen der basalen Molasse scheinen die Gliriden schwach vertreten zu sein (Ausnahme: Rauscheröd). Im Bereich Schönenberg-Puttenhausen-Maßendorf beginnt ihr Anteil an der Gesamtfauna, aber auch ihre Artenzahl zuzunehmen. Ökologische Ursachen könnten hierbei eine Rolle gespielt haben.

3.2. Ökologie der Fundstellen

Schon mehrfach wurde versucht mit Hilfe miozäner Gliridenfunde Hinweise auf die Umwelt jener Zeit zu bekommen, aus der die Funde stammen. Schon MAYR (1979), dann aber vor allem VAN DER MEULEN & DE BRUIJN (1982) haben durch Kronenmuster-Vergleiche miozäner und rezenter Gliriden das Wissen über die Biotope heute noch lebender Arten auf

das Miozän übertragen. VAN DER MEULEN & DE BRUIJN (1982) stellten dabei 6 Zahnmuster-Gruppen auf, denen sie unterschiedliche Biotope zuwiesen.

Die Maßendorfer Gliridenarten stammen aus 5 dieser 6 Gruppen. Von Eomuscardinus sansaniensis, Microdyromys complicatus, Paraglirulus werenfelsi und den zwei Bransatoglis-Arten wird angenommen, dass sie Waldbewohnern gewesen sind. Miodyromys aff. aegercii und Prodryomys satus dürften aber auch auf offenere Landschaften hinweisen. Insgesamt lässt sich daraus ableiten, dass es damals im Bereich dieser Fundstellen wohl sehr unterschiedliche Landschaftstypen gegeben haben muss, größtenteils vermutlich Wälder aber durchaus auch offenere Gebiete.

3.3. Altersstellung der Fundstellen

Ein Reihe von Autoren (Wu 1990, 1993, Engesser 2001) konnte zeigen, dass sich die Gliriden auch für stratigraphische Aussagen eignen. Was die Gliriden aus Niederaichbach und Maßendorf betrifft, ist zunächst einmal festzuhalten, dass die bisherige Einstufung dieser Faunen in MN 5 durch sie bestätigt wird.

Versucht man Niederaichbach und Maßendorf mit Hilfe der Gliridenzähne in die von Wu (1990) vermutete Abfolge der MN 5 Fundstellen (Schönenberg – Puttenhausen – Sandelzhausen) einzuordnen, ergibt sich folgendes:

- 1. Manches spricht für eine ältere Einstufung der Niederaichbacher Gliridenfunde:
 - a) Der Prozentanteil (6%) der Gliriden und die Artenzahl (2) sind sehr gering.
 - b) Die M. complicatus Molaren besitzen weniger Zusatzgrate.
 - c) An den $M_{1/2}$ von P. satus ist das hakenförmig ausgebildete, labiale Mesolophidende weniger ausgeprägt.

Um jedoch beurteilen zu können, ob Niederaichbach gegenüber Schönenberg älter oder jünger ist, müsste man die Gesamtfaunen beider Fundstellen vergleichen.

- 2. Für Maßendorf liefern die Gliriden teils widersprüchliche Aussagen:
 - a) Das L/B-Verhältnis der M^{1/2} von *P. satus* aus Maßendorf scheint mit dem aus Sandelzhausen besser übereinzustimmen als mit dem aus Puttenhausen.
 - b) Im L/B-Diagramm der M^{1/2} von *M. aegercii* (nach Engesser, 2001: Abb. 27) liegt der Durchschnittswert der Maßendorfer über dem der Puttenhausener Molaren.
 - c) Die geringe Häufigkeit von Zusatzgraten an den Zähnen von *M. aegercii* aus Maßendorf läßt hingegen die Puttenhausener, ja teilweise sogar die Schönenberger Zähne progressiver erscheinen.

In der Arbeit über die Cricetiden (Schötz 1993: 177) haben mich die Anteile der M₁ mit langem Mesolophid bei *Democricetodon mutilus* veranlasst, die Fundstelle Maßendorf zeitlich zwischen Puttenhausen und Sandelzhausen zu stellen. Die Untersuchung der Maßendorfer Gliridenzähne scheint das im Großen und Ganzen zu bestätigen. Damit wird für Süddeutschland im Bereich MN 5 zunächst folgende Fundstellenabfolge postuliert: Schönenberg – Puttenhausen – Maßendorf – Sandelzhausen, wobei die Maßendorfer Gliriden insgesamt der Puttenhausener Population jedoch näher stehen als den Sandelzhausener Zähnen.

4. Literaturverzeichnis

- BAUDELOT, S. (1970): Compléments à l'étude des Micromammifères du gisement Miocène de Sansan (Gers.). C.R. somm. Soc. Géol. France, 8: 303–304, 2 Abb.; Paris.
- BAUDELOT, S. (1972): Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers.). Thèse: 1–363, 89 Abb., 29 Tab., 16 Taf.; Toulouse.
- BAUDELOT, S. & COLLIER, A. (1982): Les Faunes de mammifères Miocènes du Haut-Armagnac (Gers. France): Les gliridés (Mammalia, Rodentia). Géobios, 15 (5): 705–727, 13 Abb., 15 Tab.; Lyon.
- Bolliger, Th. (1992): Kleinsäugerstratigraphie in der miozänen Hörnlischüttung (Ostschweiz). Documenta naturae, 75: 1–296, 106 Abb., 23 Tab.; München.
- BULOT, C. (1978): *Bransatoglis cadeoti* nov. sp. un nouveau gliridae (Rodentia, Mammalia) du Miocène de Bézian (Zone de la Romieu). Géobios, 11 (1): 101–106, 6 Abb.; Lyon.
- Daams, R. (1981): The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdyromys* and *Peridyromys*.

 Utrecht Micropaleont. Bull., Spec. Publ., 3: 1–115, 42 Abb., 36 Tab., 5 Taf.; Utrecht.
- ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Baselland, **28**: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.
- ENGESSER, B., MATTER, A. & WEIDMANN, M. (1981): Stratigraphic und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). Eclogae geol. Helvetiae, 74 (3): 893–952, 29 Abb., 1 Tab.; Basel.
- Fahlbusch, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. (N. F.), 118: 1–136, 67 Abb., 7 Taf.; München.
- Gregor, H. J. (1982a): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläokologie, Paläoklimatologie. 278 S., 34 Abb., 16 Taf., 7 S. Profile u. Pläne; Enke Verlag, Stuttgart.
- Gregor, H. J. (1982b): Ein Samenfund aus der Kiesgrube Maßendorf (Dingolfing). Documenta naturae, 4: 28, 3 Abb.; München.
- Gregor, H. J. (1983): Die Flora aus dem Mergel I der Kiesgrube Maßendorf. Documenta naturae, 11: 30–45, 2 Taf.; München.
- HOFMANN, B. (1973): Geologische Karte von Bayern 1:25 000. Erläuterungen zum Blatt Nr. 7439 Landshut Ost. – 113 S., 7 Abb., 12 Tab., 7 Taf., 2 Beilagen; München.
- KALIN, D. & ENGESSER, B. (2001): Die jungmiozäne Säugetierfauna vom Nebelbergweg bei Nunningen (Kanton Solothurn, Schweiz). Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 121: 1–61, 47 Abb., 57 Tab.; Basel.
- Kowalski, K. (1997): Gliridae (Mammalia: Rodentia) from the Miocene of Belchatów in Poland. Acta zool. cracov., 40 (2): 173–198, 8 Abb., 9 Tab.; Krakau.
- MAYR, H. (1979): Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. Inaug.-Diss.; 1–380, 7 Tab., 43 Diagr., 18 Taf.; München.
- MEIN, P. & ROMAGGI, J.-P. (1991): Un gliridé (Mammalia, Rodentia) planeur dans le Miocène supérieur de l'Ardèche: une adaption non retrouvée dans la nature actuelle. Géobios, mém. spec., 13: 45–50;
- MEULEN, A. J. VAN DER & BRUIJN, H. DE (1982): The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece), Part 2: The Gliridae. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B, 85 (4): 485–524, 6 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.
- Mohr, B. (1983): Die Pollenflora aus dem Mergel I der Kiesgrube Maßendorf (Niederbayern). Documenta naturae, 14: 28–33, 2 Таf.; München.
- SCHIRM, E. (1964): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen auf Blatt Landshut Ost 7439 (Niederbayern). Dipl.-Arbeit (unveröffentlichtes Manuskript); Universität München.
- Schleich, H. H. (1984): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 1. Schildkröten aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. Naturw. Zeitschr. für Niederbayern, 30:63–93,4 Abb. 4 Taf.; Landshut.
- Schleich, H. H. (1994): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 15. Neue Funde fossiler Chamäleonen aus dem Neogen Süddeutschlands. – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 173: 175–195, 3 Abb., 1 Tab., 5 Taf.; Frankfurt a. Main.
- SCHÖTZ, M. (1979): Neue Funde von Eomyiden aus dem Jungtertiär Niederbayerns. Aufschluß, 30: 465–473, 8 Abb.; Heidelberg.

- SCHOTZ, M. (1980): Anomalomys minor Fejfar, 1972 (Rodentia, Mammalia) aus zwei jungtertiären Fundstellen Niederbayerns. Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 20: 119–132, 6 Abb.; München.
- SCHOTZ, M. (1981): Erste Funde von *Neocometes* (Rodentia, Mammalia) aus der Molasse Bayerns. Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 97–114, 8 Abb., 1 Tab.; München.
- SCHOTZ, M. (1983): Die Kiesgrube Maßendorf, eine miozäne Fossil-Fundstelle im Nördlichen Vollschotter Niederbayerns. Documenta naturae, 11: 1–29, 2 Abb., 3 Tab.; München.
- SCHOTZ, M. (1985): Die Dimyliden (Mammalia, Insectivora) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 25: 95–130, 20 Abb.; München
- SCHOTZ, M. (1988): Die Erinaceiden (Mammalia, Insectivora) aus Niederaichbach und Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 28: 65–87, 17 Abb.; München.
- Schotz, M. (1989): Die *Plesiosorex*-Funde (Insectivora, Mamm.) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 141–157, 9 Abb.; München.
- Schötz, M. (1993): Zwei Hamsterfaunen (Rodentia, Mammalia) aus der niederbayerischen Molasse. Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 33: 155–193, 9 Abb., 9 Taf.; München.
- SPITZLBERGER, G. (1986): Die miozänen Blattfloren von Maßendorf und Berg bei Mainburg (Niederbayern). Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 26: 59–88, 6 Abb., 1 Tab., 6 Taf.; München.
- UNGER, H. J. (1983): Lithologie und Sedimentologie der Kiesgrube Maßendorf (Niederbayern). Documenta naturae, 11: 48–59, 1 Abb., 4 Tab.; München.
- UNGER, H. J. (1985): Die Bohrung Goldern GLA 15 Lithologie und Stratigraphie. Documenta naturae, 27: 11–19, 3 Abb., 3 Tab.; München.
- WERNER, J. (1994): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 200: 1–263, 139+XIII Abb., 21 Tab., 8 Taf.; Stuttgart.
- Wu, W. (1982): Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). Zitteliana, 9: 37–80, 16 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; München.
- Wu, W. (1990): Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol, 30: 65–105, 9 Abb., 5 Taf.; München.
- Wu, W. (1993): Neue Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – Documenta naturae, 81: 1–149, 19 Abb., 11 Tab., 9 Taf.; München.
- Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. Zitteliana, 14: 3–58, 30 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.